SHOUT
SHARE
IT

590.543
891
N.M

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

SMITHSONIAN

Neunundsiebzigster Band

Mit 30 Tafeln und 31 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1905.

SMITHSONIAN
LIBRARY

590.543
.Z47

Inhalt des neunundsiebzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 28. März 1905.

Seite

Philipp Heinemann, Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms und den Bau des Ruderschwanzes bei den Ascidienlarven. (Mit Taf. I—IV.) 1

M. Laß, Beiträge zur Kenntnis des histologisch-anatomischen Baues des weiblichen Hundeflohes (*Pulex canis* Dugès s. *Pulex serraticeps* Taschenberg). (Mit Taf. V u. VI) 73

Olaw Schröder, Beiträge zur Kenntnis der Bauchsinnesorgane (Bauchaugen) von *Eunice viridis* Gray sp. (*Palolo*). (Mit Taf. VII—VIII u. 2 Fig. im Text.) 132

Angelo Ruffini, Di una nuova guaina (*Guaina sussidiaria*) nel tratto terminale delle fibre nervose di senso nell' uomo. (Con tavola IX e X.) 150

Zweites Heft.

Ausgegeben den 30. Mai 1905.

E. v. Zeller, Untersuchungen über die Samenträger und den Kloakenwulst der Tritonen. Herausgegeben von C. B. Klunzinger und E. Jacob. (Mit Taf. XI u. XII.) 171

Józef Nusbaum, Vergleichende Regenerationsstudien. Über die Regeneration der Polychäten *Amphiglene mediterranea* Leydig und *Nerine cirratulus* Delle Ch. (Mit Taf. XIII—XVI u. 1 Fig. im Text.) . . . 222

Enoch Zander, Der männliche Genitalapparat der Butaliden. (Mit 13 Fig. im Text.) 308

Drittes Heft.

Ausgegeben den 28. Juli 1905.

Hugo Merton, Über die Retina von *Nautilus* und einigen dibranchiaten Cephalopoden. (Mit Taf. XVII—XIX u. 2 Fig. im Text.) 341

Leonhard Scheben, Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Ascaris megalocephala*. (Mit Taf. XX, XXI u. 3 Fig. im Text.) 396

Michael Nowikoff, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. (Mit Taf. XXII, XXIII und 9 Fig. im Text.) 432

Viertes Heft.

Ausgegeben den 15. August 1905.

Seite

Karel Thon, Neue Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie Limnocharidae Kramer. (Mit Taf. XXIV.) 465

F. Stoppenbrink, Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. (Mit Taf. XXV u. einer Fig. im Text.) 496

Adolf Zwack, Der feinere Bau und die Bildung des Ephippiums von *Daphnia hyalina* Leydig. (Mit Taf. XXVI u. XXVII.) 548

E. Martini, Beobachtungen an *Arcella vulgaris*. (Mit Taf. XXVIII—XXX.) 574

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsiebzigster Band

Erstes Heft

Mit 10 Tafeln und 2 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1905

Ausgegeben den 28. März 1905.

Inhalt.

Seite

Philipp Heinemann, Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms und den Bau des Ruderschwanzes bei den Ascidienlarven. (Mit Taf. I—IV.) 1

M. Laß, Beiträge zur Kenntnis des histologisch-anatomischen Baues des weiblichen Hundeflohes (*Pulex canis* Dugès s. *Pulex serraticeps* Taschenberg). (Mit Taf. V u. VI) 73

Olaw Schröder, Beiträge zur Kenntnis der Bauchsinnesorgane (Bauchaugen) von *Eunice viridis* Gray sp. (*Palolo*). (Mit Taf. VII—VIII u. 2 Fig. im Text.) 132

Angelo Ruffini, Di una nuova guaina (*Guaina sussidiaria*) nel tratto terminale delle fibre nervose di senso nell' uomo. (Con tavola IX e X.) 150

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Demnächst erscheint:

Die Lichtsinnesorgane
der
Laubblätter
von
G. Haberlandt
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Graz.

Mit 4 Tafeln und 8 Textfiguren.

gr. 8. Etwa *M* 6.—.

Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms und den Bau des Ruderschwanzes bei den Ascidienlarven.

Von

Philipp Heinemann
aus Flensburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Mit Tafel I—IV.

Die embryonale Entwicklung der Ascidien hat schon seit der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Aufmerksamkeit der Zoologen in Anspruch genommen. Die vielen Kontroversen, die über die Entstehung und Ausbildung des Mesoderms und über den feineren Bau des Schwanzanhanges der Larve herrschen, haben mich veranlaßt, auf Vorschlag meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. Seeliger, nähere Untersuchungen über diese Verhältnisse anzustellen. Das Material für meine Arbeit, auf das ich unten noch näher zurückkommen werde, lieferten die Embryonen und Larven von *Ciona intestinalis*, *Clavelina lepadiformis* und *Molgula nana*, die von Herrn Professor Dr. Seeliger gesammelt und auf die verschiedensten Arten vortrefflich konserviert waren. Ich erfülle nur eine angenehme Pflicht, wenn ich an dieser Stelle Gelegenheit nehme, Herrn Professor Dr. Seeliger meinen ergebensten Dank auszusprechen, sowohl für die Anregung zu vorliegender Arbeit, als auch für die gütige Überlassung des wertvollen Materials und der einschlägigen Literatur, sowie für die Liebenswürdigkeit, mit der Herr Professor Dr. Seeliger mich durch seinen Rat bei der Ausführung meiner Untersuchungen nach jeder Richtung hin unterstützte.

Die mir zur Verfügung gestellten *Ciona*-Embryonen wurden von Herrn Professor Dr. Seeliger im Mai und Juni 1894 in Triest gezüchtet. Die Entwicklung der Eier ging in den kalten Kellerräumen der zoologischen Station viel langsamer vor sich als in den zeitweilig auf über 20° erwärmten Laboratoriumsräumen. In diesen waren beispielsweise in etwa 11 Stunden nach der künstlichen Befruchtung

Smithsonian Institution
APR 15
195336
National Museum.

bereits freischwimmende Larven ausgebildet, während in einer Parallelzucht im Keller erst nach 20—24 Stunden das Larvenstadium erreicht war. Von Zeit zu Zeit wurde ein Teil der Embryonen den Aquarien entnommen, in Alkohol-Essigsäure, Platin-Osmium-Pikrin, Formol, Sublimat, Pikrin-Essigsäure oder Platin-Chrom-Osmiumsäure fixiert und in 95 %igem Alkohol aufbewahrt.

Die den Abbildungen der Mesodermbildung von *Ciona intestinalis* (Taf. I, Fig. 1—13) zugrunde liegenden Präparate waren in Alkohol-Essigsäure konserviert, und es erwies sich diese bei den jungen Individuen gewählte Methode als eine glückliche.

Zu Totalpräparaten freischwimmender Larven verwandte ich die in Platin-Osmium-Pikrin oder Formol fixierten Tiere. Das Osmium hatte auf die Individuen so vorzüglich eingewirkt, daß die Konturen der Muskelzellen und die Fibrillen derselben, ohne jede Nachfärbung klar hervortraten. Auch für Schnittpräparate verwendete ich das eben erwähnte Material.

Ebenso entstammen die meisten Embryonen und Larven der *Clavelina lepadiformis* dem Triester Hafen, ein andrer Teil wurde in Pantano bei Messina gesammelt. Sie sind teils im Glase gezüchtet, teils direkt den Peribranchialräumen entnommen, in Alkohol oder Pikrin-Schwefelsäure konserviert und in 95 %igem Alkohol aufbewahrt worden.

Die Totalpräparate, die ich von freischwimmenden Larven anfertigte, waren mit der zuletzt erwähnten Flüssigkeit fixiert, während sich für Schnittpräparate die andre Konservierungsmethode als am günstigsten erwies.

Wenn die Embryonen und Larven von *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* erst fixiert wurden, nachdem sie dem Muttertier entnommen waren, so ist bei *Molgula nana*, die bei Bergen in Norwegen gefunden wurde, eine andre Methode eingeschlagen worden. Die jungen Tiere blieben im Kloakenraum und wurden mit dem Muttertier zusammen in 96° Alkohol aufbewahrt, ohne daß irgend eine andre Fixierungsflüssigkeit in Gebrauch genommen wurde. Diese Art der Konservierungsmethode erwähnt SEELIGER (14) schon am Eingang seiner Arbeit über die Entwicklung der sozialen Ascidien, indem er sagt: »Mir scheint die einfache Behandlung mit absolutem Alkohol die einfachste Konservierungsmethode zu sein.«

Das so gewonnene Material ließ nichts zu wünschen übrig und zeigte die histologischen Einzelheiten in geradezu hervorragender Weise, so daß diese Fixierungsmethode sehr zu empfehlen ist. Ob diese einfache Art jedoch am Platze ist, wenn man das Material längere Zeit aufbewahren will, scheint mir sehr fraglich.

Die unter das Mikrotom kommenden Objekte wurden in Paraffin eingebettet und ungefähr 6 Stunden im Ofen gelassen, im flüssigen Paraffin bei schwacher Vergrößerung orientiert und schließlich im erstarrten Paraffin noch kontrolliert. So konnte genau die Schnittrichtung festgestellt werden, so daß nur gut orientierte Präparate meinen Zeichnungen zugrunde liegen.

Bei Anfertigung der Präparate muß bei der Zartheit der Objekte recht gewissenhaft zu Werke gegangen werden, und möchte ich vor allem die Anwendung von Nelkenöl empfehlen, bevor die Schnitte endgültig im Balsam eingeschlossen werden. Führte ich nämlich die Schnittpräparate der jungen Embryonen vom absoluten Alkohol in wasserfreies Xylol über, so trat sehr oft eine Dissoziation der Entoderm- oder Mesodermzellen ein; seltener beobachtete ich diesen Vorgang beim Ektoderm. Um diesem Übelstande aus dem Wege zu gehen, setzte ich an Stelle des Xylols Nelkenöl, was den erwünschten Erfolg hatte; die Zellen blieben aneinander gelagert, und es waren keine Zwischenräume mehr wahrzunehmen. Das Entstehen derselben bei dem zuerst erwähnten Verfahren führe ich auf zu starke Diffusionsströmung zurück.

Die besten Tinktionen erhielt ich mittels Doppelfärbung des DELAFIELDschen Hämatoxylin und Alaunkarmin oder Methylenblau und Hämatoxylin nach HEIDENHAIN. Auch nahm ich Doppelfärbungen mit Hämatoxylin und Orange vor, wodurch jedoch keine besseren Resultate erzielt wurden als mit den eben erwähnten Methoden. Bei Anwendung der Hämatoxylin-Alaunkarminfärbung wurden die Objekte zuerst in toto mit Alaunkarmin oder Boraxkarmin vorgefärbt und dann Schnittserien hergestellt, die in alter schwacher DELAFIELDscher Hämatoxylinlösung stark überfärbt wurden. Hierauf wurden die Objekte etwa eine Stunde lang in Leitungswasser gestellt, die überschüssige Farbe in 70%igem salzsauren Alkohol ausgezogen, die Schnitte in schwach ammoniakhaltigem 70%igen Alkohol neutralisiert und so allmählich durch die höheren Alkohole und das Vorharz in Kanadabalsam gebracht.

Die mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbten Präparate ließen auf Querschnitten die Fibrillen als stark lichtbrechende Punkte erkennen, was jedoch auch fast in demselben Maße mit der DELAFIELDschen Hämatoxylinlösung erreicht wurde.

Um bei den Totalpräparaten der freischwimmenden Larven die

Konturen und Fibrillen der Muskelzellen des Schwanzanhanges zur Ansicht zu bringen, färbte ich die Objekte mit Methylenblau und fertigte Glycerinpräparate davon an. Im Glycerin wurde das Methylenblau allmählich ausgezogen, und in einem gewissen Zeitabschnitt konnte man die Zellkonturen und die Fibrillen deutlich hervortreten sehen und so mit Bestimmtheit die Form der Muskelzellen und die Richtung der Fibrillen feststellen.

Durch dieselbe Methode erhielt ich auch vorzügliche Kernfärbungen im Ektoderm, nach denen die Fig. 74, 75 und 76 gezeichnet sind.

In der nachfolgenden Darstellung ist der Stoff in zwei gesonderten Abschnitten behandelt. Der erste wird uns die Entwicklung des Mesoderms und einen kurzen darauf bezüglichen Literaturauszug vorführen, während der zweite Teil den Schwanzanhang der freischwimmenden Larve und die darüber erschienenen Arbeiten behandeln soll.

I. Die Entwicklung des Mesoderms.

Die Angaben der Autoren in bezug auf die Entstehung des Mesoderms zeigen sich sehr widersprechend. Abgesehen von den Arbeiten M. Milne-Edwards (1)[1], P. J. van Beneden (2) und Krohn (3) (mir nicht zugänglich gewesen), welche die Entstehung der Keimblätter nur wenig berühren, ist wohl A. Kowalevsky (4) der erste, der uns Genaueres über die embryonalen Zustände der Ascidien mitteilt. Er hebt hervor, daß zur Zeit der Schließung des Blastoporus aus der eingestülpten Schicht ein Zellstrang, die spätere Chorda, entsteht, und daß am hinteren Ende des Embryo zwischen diesem Zellstrang und der äußeren Epithelschicht sich eine unregelmäßige Anhäufung von Zellen vorfindet, die ebenfalls vom Entoderm gebildet werden. Gleichzeitig mit dieser Teilung des Entoderms schließen sich die ektodermalen Wülste zum Nervenrohr.

Bald nach der Publikation dieser Untersuchungen unternahm El. Metschnikoff (5) die Prüfung der Angaben Kowalevskys. In bezug auf die Entstehung des Muskelsystems und der Chorda stimmt er mit Kowalevsky überein, doch schreibt er dem Nervensystem einen entodermalen Ursprung zu.

In den Jahren 1869 und 1870 trat Kupffer (6 und 7) mit seiner Ansicht über die Entstehung des mittleren Blattes bei *Ascidia canina*

---

[1] Die den Autoren beigefügten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

(*Ciona intestinalis*) hervor. Er stellt fest, abweichend von Kowalevsky, daß bei der Darmeinstülpung kein einfacher Doppelsack gebildet wird, daß vielmehr schon vorher innere Zellen vorhanden sind. Nach der Einstülpung haben wir also nicht zwei Blätter, sondern es liegen zwischen den beiden primären Keimblättern schon Zellen, die sich an dem Aufbau der zwischen Ectoderm und Entoderm später auftretenden Organe beteiligen. Jetzt beginnen die Zellen der einschichtigen Darmwand sich zu teilen, so daß die Wand aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt ist. »Die äußerste Schicht des Darmsackes,« sagt Kupffer, »ist ohne Zweifel mit dazu bestimmt, die Zellen zu liefern, die später die geräumig gewordene Leibeshöhle zwischen Darmsack und Oberhaut anfüllen, und aus denen das Herz und die Blutelemente entstehen.« Es wird also das mittlere Keimblatt nach Kupffer während zweier verschiedener Entwicklungsstadien gebildet: 1) schon vor der Darmeinstülpung direkt aus gewissen Furchungskugeln und 2) nach der Entstehung der Gastrula durch Teilung der den Urdarm begrenzenden Zellen.

M. Ganin (8) hält die von Kowalevsky mitgeteilten Befunde über die embryonale Entwicklung der einfachen Ascidien für durchaus falsch und versteigt sich zu folgender ungerechtfertigten Kritik: »Viele Beobachtungen von Kowalevsky über die Entwicklung der einfachen Ascidien sind nicht richtig und existieren die meisten von ihm beschriebenen embryonalen Vorgänge nicht.«

Demgegenüber hält Kowalevsky (9) im Jahre 1871 seine fünf Jahre früher gemachten Angaben als richtig aufrecht und schließt sich in den Hauptpunkten den Ansichten Kupffers (6, 7 und 11) an. Nach diesen beiden Autoren wird das Nervensystem vom Ectoderm gebildet, während das Mesoderm entodermaler Herkunft ist, und zwar liegt das mittlere Blatt zwischen Chorda und Entoderm einerseits und Ectoderm anderseits.

Die Ansicht Kowalevskys, daß das ganze zentrale Nervensystem nur aus dem oberen Blatte stammt, kann Metschnikoff (10) nicht teilen, er schreibt vielmehr dem Nervensystem sowohl einen ectodermalen als auch einen entodermalen Ursprung zu.

Noch in demselben Jahre erschien eine Arbeit über die Embryologie der Ascidien von Alfred Giard (11), der Kowalevskys und Kupffers Ansichten teilt. Nach Schluß des Blastoporus bemerkte er ventral vom Nervensystem zwei längliche Zellen, die zur Chorda wurden. Jederseits von dieser entstehen etwas später zwei Zellkomplexe, die nur das mittlere Blatt darstellen und den Ursprung der Muskelzellen des Schwanzanhanges bilden.

Im Jahre 1881 veröffentlichte dann Edouard van Beneden (13) im Zoologischen Anzeiger eine vorläufige Mitteilung, in welcher er angibt, daß die Mesodermanlage im vorderen Körperabschnitt aus zwei Zellenlagen besteht und durch seitliche Divertikel, die sich vom Urdarm abfalten, gebildet wird, während sie in der hinteren Region des Embryo nur einreihig ist. Letztere stellt den Ursprung für die Muskelzellen des Schwanzanhanges dar, erstere verliert im Laufe der Entwicklung ihren epithelialen Charakter und wird zu Blutelementen, Bindegewebe usw.

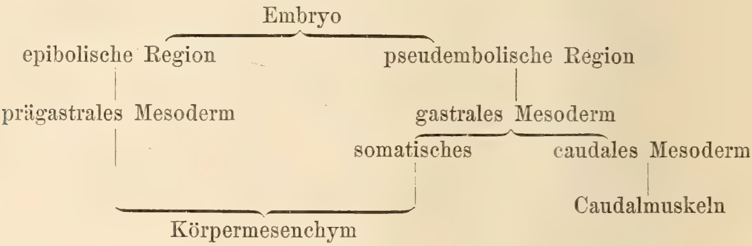
Dieser Ansicht des belgischen Forschers konnte sich Seeliger (14) auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen über die Entwicklung der sozialen Ascidien nicht anschließen; es war ihm nicht möglich, diese seitlichen Darmausstülpungen an seiner *Clavelina* festzustellen. Auch schon im Jahre 1882 erwähnt er die seitlichen Mesodermstreifen, ohne von dem van Benedenschen Divertikel zu sprechen. Nach Seeliger hängt das Auftreten des Mesoderms eng mit der Bildung der Chorda und des Nervenrohres zusammen. Er sagt: »In Fig. 25 (Taf. III) zeigt der optische Querschnitt das innere Blatt kontinuierlich geschlossen. Sobald nun in der Medianlinie die Nervenrinne sich bildet, werden die darunter liegenden oben als Chordazellen bezeichneten Entodermzellen aus dem Zusammenhang der übrigen beiderseits herausgerissen und ventralwärts vorgeschoben. So erscheint also die Chorda auf dem Querschnitt (Fig. 89, Taf. VIII) von beiden Seiten und ventral von einem einschichtigen Kranz von Entodermzellen eingeschlossen, der nur dorsal offen ist. Diese offene Stelle aber wird durch die Medullarplatte und später durch das Nervenrohr geschlossen. Die beiden die Chorda seitlich begrenzenden Zellstreifen werden zum Mesoderm und liefern im hinteren Körperabschnitt die Schwanzmuskulatur, im vorderen die freien Mesodermzellen.« Die Mesodermstreifen der letzteren Körperregion bleiben im Gegensatz zu den Zellen des hinteren Teiles nicht einschichtig; es findet vielmehr eine rege Zellteilung statt, wodurch das Mesoderm einen mehrschichtigen Charakter annimmt. Von diesem so entstandenen Zellenkomplex löst sich eine große Anzahl Zellen los und durchwandert die ganze primäre Leibeshöhle, wo die einen zu Blutzellen, die andern zu Bindegewebszellen, Muskelfäden oder Pigmentzellen werden. Die zu Muskelzellen des Schwanzanhanges sich ausbildenden Mesodermzellen des caudalen Abschnittes bleiben zeit ihres

Lebens einschichtig und lassen auch keine Vermehrung der Zellen erkennen.

Zwei Jahre später traten EDOUARD VAN BENEDEN und CHARLES JULIN (16) mit der Abhandlung »Recherches sur la morphologie des Tuniciers« hervor, durch welche sie die vorläufige Mitteilung VAN BENEDENS (13) weiter ausführten und begründeten. Schon auf dem Gastrulastadium unterscheiden diese Forscher im Entoderm zwei Abschnitte, da ihnen auffiel, daß die Zellen in der Blastoporusregion kleiner sind, als die in der Tiefe liegenden (vgl. Planche VII, Fig. 1*e*). Aus den kleinen Zellen geht die Chorda und das Mesoderm hervor, und zwar sind die Anlagen paarig, was auch vom ectodermalen Nervenrohr gilt. Erst nach Schluß des Blastoporus tritt eine äußere Sonderung der Chorda und der Mesodermanlage vom Entoderm ein. Die Chorda, die eine leicht dorsalwärts gekrümmte Platte darstellt, bildet das Dach des Darmes, der nach beiden Seiten Falten ausstülpt, die vom Mesoderm begrenzt werden. Diese Falten haben VAN BENEDEN und JULIN jedoch nur auf ganz jungen Stadien im vorderen Abschnitt des Embryo beobachtet; später verschwinden sie, und das ursprünglich in zwei Schichten angeordnete Mesoderm besteht nunmehr im vorderen Teil des Körpers aus mehreren Reihen unregelmäßig gelagerter Zellen, die zwischen Entoderm und Ectoderm eingekeilt liegen. Im caudalen Abschnitt des Individuums besteht das Mesoderm aus einer einfachen Lage größerer, in drei Längsreihen angeordneter Zellen, die später zu Muskelzellen des Schwanzanhanges umgebildet werden.

L. CHABRY (17) schließt sich der Auffassung der Autoren, welche die Mesodermanlage als Abkömmlinge des Entoderms betrachten, an. Indem sich das eingestülpte Blatt in vier Gruppen teilt, entsteht zuerst die Chorda und bald darauf das Mesoderm. »Peu après l'individualisation de la chorde«, sagt CHABRY, »ou peut-être simultanément survient celle du mésoderme, celui-ci est composé comme KOWALEVSKY l'a le premier reconnu de trois rudiments différents: deux bandelettes latérales et une bandelette médiane ventrale.«

Die Jahre 1887—1891 bringen uns die ausführlichen Untersuchungen M. VON DAVIDOFFS (18 und 19). Er zerlegt den jungen Embryo in einen vorderen epibolischen und in einen hinteren pseudembolischen Abschnitt. Über das erste Auftreten der Mesodermzellen teilt er mit, daß diese lediglich aus dem invaginierten Entoderm der pseudembolischen Körperregion des Embryos hervorgehen. »Hier entsteht das Mesoderm aus paarigen, bilateralen Anlagen; im vorderen epibolischen Teil kommt es hingegen viel später und auch nicht mehr in bilateraler Weise zur Differenzierung.« Diese beiden Arten der Mesodermbildung trennt Davidoff scharf voneinander und bezeichnet das Mesoderm des hinteren pseudembolischen Teiles als axiales oder gastrales, das des vorderen epibolischen als prägastrales oder sekundäres. Der gastrale Teil des mittleren Blattes teilt sich in das somatische Mesoderm und in das des Schwanzanhanges, das caudale. Aus letzterem geht die Caudalmuskulatur hervor, während ersteres mit dem prägastralen Mesoderm das Körpermesenchym liefert. In Form einer Tabelle hat Davidoff die Mesodermentwicklung wie folgt zusammengestellt:



In derselben Arbeit gibt Davidoff eine genauere Untersuchung über die Entwicklung des Mesoderms bei *Clavelina Rissoana* und kommt zu dem Resultat, daß sie ebenso vor sich geht wie bei *Distaplia*. Er kann die Angaben van Benedens und Julins, daß das Mesoderm zuerst in Form zweier Cölomdivertikel auftritt, nicht bestätigen; er schließt sich vielmehr der Ansicht Seeligers an, indem er sagt: »Die Mesodermzellen tragen niemals zur Begrenzung der Darmhöhle, resp. ihrer Divertikel bei, sondern liegen immer zwischen den beiden primären Keimblättern.«

Die Arbeit W. Salenskys (20) über die Entwicklung der *Pyrosoma* bringt dieselbe Ansicht, wie sie van Beneden und Julin von der Mesodermentwicklung bei *Clavelina* haben. Er sagt: »Die erste Differenzierung der Keimblätter zeigt sich in der Scheidung der Zellen des Keimes in zwei Keimblätter: ein Ectoderm und ein Mesoentoderm, von denen das letztere sich weiter in ein mehrschichtiges Mesoderm und ein einschichtiges Entoderm differenziert. Das Mesoderm tritt in Form von zwei typischen Cölomsäcken auf.«

Diese bei *Pyrosoma* beobachteten Darmdivertikel konnte Salensky (21 und 22) jedoch nicht bei den Embryonen von *Diplosoma Listeri* und *Didemnum niveum* feststellen. Bei diesen Synascidien »fehlen die Höhlen den Mesodermplatten, so daß sie keineswegs Mesodermsäcke genannt werden können«.

Daß bei *Clavelina* keine Cölomdivertikel auftreten, ist wohl durch die übereinstimmenden Untersuchungen SEELIGERS und DAVIDOFFS erwiesen. Inwieweit jedoch die Angaben SALENSKYS über *Pyrosoma* zutreffend sind, läßt sich wohl nicht ohne weiteres feststellen, und würde eine Nachuntersuchung dieses Materials wohl erst definitiv eine Entscheidung bringen.

Ganz andre Resultate, wie die bisherigen Forschungen über die Entstehung des mittleren Keimblattes ergeben haben, teilt W. C. CASTLE (23) mit in seiner Arbeit über: »The Early Embryology of *Ciona intestinalis* Flemming«. Nach ihm entstehen die Muskelzellen der Larve aus einem ectodermalen Zellenring, der den Blastoporus umgibt und gleichzeitig das Nervenrohr bildet. Das Mesenchym und die Chorda stammen aus einem andern Zellenring, einem Teil des primären Entoderms, der unter dem inneren Rande des Urmundes liegt.

Aus der angeführten Literatur ist wohl ersichtlich, daß die meisten Autoren dem Mesoderm einen entodermalen Ursprung zuschreiben, wenn auch über die Art der Entstehung aus diesem Keimblatt verschiedene Ansichten herrschen. Nur CASTLE (23) läßt auf Grund seiner Untersuchungen an *Ciona intestinalis* das Mesoderm des vorderen Körperabschnittes aus dem Entoderm, das Mesoderm des hinteren Abschnittes, d. h. die Muskulatur des künftigen Schwanzanhanges, aus dem Ectoderm entstehen.

Bei diesen zahlreichen Kontroversen ist es ausgeschlossen, etwas absolut Neues über die Entwicklung des Mesoderms zu sagen, und meine eignen Untersuchungen haben nur zwischen dieser oder jener Ansicht zu entscheiden.

Die nachfolgenden Ausführungen beziehen sich auf die Embryonen der *Ciona intestinalis* und der *Molgula nana.* Zunächst werde ich die Mesodermentwicklung bei *Ciona intestinalis* besprechen und daran anschließend meine bei der Untersuchung der *Molgula nana* gewonnenen Anschauungen vortragen.

1. Ciona intestinalis.

(Taf. I, Fig. 1—13.)

Die ersten Entwicklungsvorgänge der Ascidien sind zur Genüge von KOWALEVSKY (4), SEELIGER (14), VAN BENEDEN und JULIN (16), DAVIDOFF (19) und CASTLE (23) klar gelegt. Von einem echten embolischen Gastrulationsakt kann auch bei *Ciona intestinalis* keine

Rede sein, da nur geringe Spuren einer Furchungshöhle zwischen der späteren Ectoderm- und Entodermschicht beobachtet werden können (siehe CASTLE Pl. X, Fig. 65, 66, 67). Dieses hat SEELIGER (14) ausführlich in seiner Arbeit über »Die Entwicklung der sozialen Ascidien« besprochen; er kommt zu dem Resultate, daß die Gastrula durch einen Prozeß zustande kommt, der zwischen Invagination und Umwachsung die Mitte hält. Ein typischer Gastrulationsprozeß, wie ihn KOWALEVSKY (4) bei *Phallusia mamillata* festgestellt hat, kann bei *Ciona intestinalis* nicht beobachtet werden. Auch DAVIDOFF (19) und VAN BENEDEN und JULIN (38) stimmen darin überein. Die beiden letztgenannten Autoren äußern sich: »La face endodermique ou dorsale s'aplatit d'abord; puis elle devient concave et la dépression délimitée par l'endoderme s'approfondissant de plus en plus, devient l'archenteron de la gastrula. Cette cavité est dirigée, chez la gastrula, de haut en bas et d'arrière en avant. La calotte ectodermique est devenue plus mince; elle s'est étendue en surface; elle gagne bientôt la face dorsale de la larve. Le bord de la calotte atteint alors le bord de l'orifice d'invagination, qui n'est autre que le blastopore.«

KUPFFER (7) will schon vor dem Gastrulationsakt drei Keimblätter gesehen haben, er äußert sich darüber wie folgt: »Es sind bei Beginn der Einstülpung nicht zwei Blätter vorhanden, sondern es liegen Zellen zwischen ihnen, die an der Bildung der zwischen Oberhaut und Darm entstehenden Organe sich beteiligen.« Dieses kann ich nicht bestätigen, denn nach der Einstülpung kann man bei *Ciona intestinalis* nur ein einschichtiges Ectoderm und Entoderm unterscheiden, während zwischen diesen beiden Blättern keine Mesodermzellen wahrzunehmen sind.

Die Schließung des die ganze dorsale Fläche des Embryo einnehmenden Blastoporus erfolgt von vorn nach hinten, so daß schließlich der Urmund eine kleine Öffnung am hinteren Körperende darstellt, was durch meine Fig. 1 veranschaulicht wird; es wachsen die beiden Seitenränder der Gastrula einander entgegen (Fig. 5), bis sie sich in der Medianebene vereinigen (Fig. 4). Schon während der Gastrulation ist der Embryo in die Länge gewachsen, so daß derselbe noch vor beendetem Blastoporusschluß eine ovale Form angenommen hat (Fig. 1). Von jetzt an beginnt eine große Veränderung in dem dorsalen Teil des Embryo sich abzuspielen. In dieser Körperregion bilden sich die wichtigsten Organe, nämlich die Chorda, das Mesoderm und das Nervenrohr. Wir werden sehen, daß aus den dorsal gelegenen Ectodermzellen, die ich schon mit *nz* bezeichnet habe (Fig. 1), das Nervenrohr entsteht, während aus den dem Nervenrohr anliegenden Entodermzellen das Mesoderm und die Chorda ihren Ursprung nehmen. Diese eben erwähnten Organe gehen aus paarigen Anlagen hervor. Das Mesoderm behält diesen Charakter, indem es zwei seitliche Mesodermstreifen bildet (Fig. 4). Bei dem Nervensystem und der Chorda dagegen vereinigen sich die Doppelanlagen (Fig. 5) zu einheitlichen Gebilden (Fig. 8), und zwar geht die Vereinigung dieser beiden Organanlagen gleichzeitig vor sich. Ein Bild wie es CASTLE (23) in seiner Fig. 91 dargestellt hat, habe ich nie gefunden; ich glaube, daß bei dem dieser Zeichnung zugrunde liegenden Individuum eine Anomalie vorliegt, indem die Nervenanlage in ihrer Entwicklung zurückgeblieben ist. DAVIDOFF (19) schildert die Bildung dieser dorsalen Organe genau so, wie ich es gesehen habe, indem er sagt: »Die Rückenorgane der Ascidien entstehen aus zwei seitlich symmetrischen, anfangs durch die ganze Breite des Blastoporus voneinander entfernten Anlagen, welche in der dorsalen Medianlinie immer näher aneinander rücken und vorn zuerst, später in der ganzen Medianlinie des Rückens zur Vereinigung kommen.«

Nachdem ich nun den allgemein bekannten Vorgängen bis zur Schließung des Urmundes kurz Erwähnung getan habe, wende ich mich zu der mir gestellten Aufgabe, die Bildung des mittleren Blattes zu untersuchen.

Die erste Entstehung des Mesoderms ist schon bei Embryonen zu beobachten, bei denen der Blastoporus noch nicht vollständig geschlossen ist. Was den Ursprung der Mesodermzellen anlangt, so muß ich SEELIGER (14) recht geben, wenn er sagt: »Die beiden die Chorda begrenzenden entodermalen Zellstreifen werden zum Mesoderm und liefern im hinteren Köperabschnitt die Schwanzmuskulatur, im vorderen die freien Mesodermzellen.« Dieser Angabe SEELIGERS, daß die seitlich gelegenen Zellen des primären Entoderms sich zu Mesodermzellen umwandeln, kann DAVIDOFF (19) nicht beistimmen. Nach ihm entstehen zwar die Mesodermzellen aus dem Entoderm, jedoch nicht durch Umwandlung, sondern durch Abschnürung von der Mesodermmutterzelle (Gonade), deren einer Teil Mesodermzelle wird, während der andre Teil Entodermzelle bleibt. Ich kann mich der Ansicht DAVIDOFFS in dieser Hinsicht nicht anschließen, indem ich der Meinung bin, daß das Mesoderm direkt aus den Entodermzellen entsteht, die unter dem Nervenrohr und den sich daran anschließenden Ectodermzellen liegen.

Meine Fig. 2—6 stellen Querschnitte einer Serie eines Stadiums dar, das etwas jünger ist wie das in Fig. 1 abgebildete. Die Zeichnung 2 ist dem vorderen Ende des Embryo entnommen, und zwar ist es der vierte Schnitt der Serie. Wir können hier nur Ectoderm und Entoderm unterscheiden; die im Innern liegenden Entodermzellen sind nach außen vollständig von den Ectodermzellen abgeschlossen. Zwischen den regelmäßig mit Dotterschollen angefüllten Ectoderm- und Entodermzellen läßt sich kein histologischer Unterschied feststellen, nur zeigen die vier dorsal gelegenen Ectodermzellen eine andre Differenzierung, indem sie plasmareicher sind und weniger Dotterschollen enthalten als die übrigen. Diese sich stärker färbenden Zellen (*np*) bilden das vorderste Ende der Nervenplatte, aus der im Laufe der Entwicklung das Nervenrohr gebildet wird. Schon auf dem nächsten Schnitt bemerkt man jedoch auch im Entoderm direkt unter den Nervenzellen gelegene Elemente, die denselben histologischen Charakter zeigen wie die Zellen des Nervensystems (Fig. 3), was oft zu falschen Deutungen über den Ursprung des Nervensystems geführt hat (METSCHNIKOFF [5]). Diese Zellen stellen nur die erste Anlage des Mesoderms dar und lassen sich in der Serie bis zum äußersten Ende des Embryo verfolgen. Meine Fig. 4 und 5 zeigen deutlich, daß die Mesodermzellen mit zur Begrenzung des Darmes beitragen (was nach DAVIDOFF [19] nicht der Fall sein soll), jedoch niemals besondere Divertikel desselben bilden, wie es von VAN BENEDEN und JULIN (16) hervorgehoben wird: »A droite et à gauche de la notocorde l'entoderme se constitue de petites cellules. Ces cellules contribuent à délimiter la cavité archentérique qui se prolonge à droite et à gauche en deux diverticules latéraux. Ces portions latérales de l'entoderme constituent les ébranches de la partie antérieure du mésoblaste.« Auch SALENSKY (20) will bei *Pyrosoma* diese Divertikel gesehen haben, während er bei *Diplosoma Listeri* und bei *Didemnum niveum* nur solide Mesodermanlagen feststellen konnte. Diese von VAN BENEDEN und JULIN (16) und SALENSKY (20) im vorderen Teile des Embryo angetroffenen Darmausstülpungen, die an die Entwicklung des mittleren Blattes des *Amphioxus* erinnern, hat SEELIGER (14) nicht nachweisen können. Auch GIARD (12) (zitiert nach SEELIGER 14) hat derartige Gebilde nicht erwähnt. Im Anschluß daran schreibt SEELIGER (14): »GIARDS Mitteilungen über *Lithonephria* lauten in Bezug auf die Mesodermbildung leider nur sehr kurz, aber das Eine scheint mir doch aus ihnen mit Sicherheit ersichtlich zu sein, daß die seitlichen Mesodermstreifen nur einschichtig sind, und daß dieselben somit keine Darmdivertikel einschließen, welche als Enterocöl irgendwie gedeutet werden könnten.«

Hier will ich nicht unterlassen, zu erwähnen, daß ich bei einigen meiner Präparate bemerkte, daß am Urdarm eigenartige Ausstülpungen aufzutreten schienen, sobald ich als Vorharz Xylol benutzt hatte. Diese Ausstülpungen waren jedoch Kunstprodukte, Lückenräume zwischen Mesoderm- und Entodermzellen, die infolge zu starker Diffusionsströmung entstanden waren, denn bei Anwendung von Nelkenöl (statt Xylol) trat eine Dissoziation der den Darm umgebenden Zellen nicht ein. Leider haben VAN BENEDEN und JULIN sowie SALENSKY es unterlassen, ihre Methode anzugeben, woraus man eventuell folgern könnte, daß auch die von diesen Autoren als Divertikel bezeichneten Ausstülpungen Kunstprodukte sind.

Eine vollständig isoliert dastehende Schilderung über die Entstehung des Mesoderms hat CASTLE (23) vor einigen Jahren veröffentlicht. Das Mesoderm des vorderen Abschnittes läßt er gleich den früheren Autoren aus dem Entoderm entstehen, und stimme auch ich mit ihm in diesem Punkte überein. Dagegen schreibt er dem hinteren Teile des Mesoderms, der künftigen Muskulatur des Schwanzanhanges, einen ectodermalen Ursprung zu. »The nervous system and the longitudinal musculature of the larva are derived from a common fundament, which is a (neuro muscular) ring of cells encircling the margin of the blastopore. This ring of cells must be regarded as a part of the primary ectoderm. The chorda and mesenchyme (or trunk mesoderm) are derived from another ring of cells lying just within the margin of the blastopore. This ring of cells is to be regarded as a part of the primary entoderm. The mesoderm of Ascidiens is therefore derived in part from the primary ectoderm, and in part from the primary entoderm.« Ich glaube, daß CASTLE (23) sich durch das auffallend ähnliche Verhalten der Mutterzellen für das Nervensystem und das Mesoderm gegenüber den Farbstoffen hat dazu verleiten lassen, diesen beiden Anlagen denselben Ursprung zu geben, in welchen Fehler auch METSCHNIKOFF (5) verfiel. METSCHNIKOFF ließ das Nervenrohr aus dem Entoderm entstehen, sah jedoch bald seinen Irrtum ein und gab in einer brieflichen Mitteilung an KOWALEVSKY (9) diesem Forscher recht, wenn er das Nervenrohr aus dem oberen Blatte sich bilden ließe. Nie habe ich beobachten können, daß Zellen des Ectoderms sich über den Rand des Blastoporus hineinstülpten, um sich dann zwischen Ectoderm und Entoderm einzukeilen, und hier das mittlere Blatt des hinteren Körperabschnittes zu bilden. Nach meinen Beobachtungen geht die Differenzierung der zum Mesoderm werdenden Zellen an Ort und Stelle vor sich. Ich muß mich daher den älteren Autoren wie Kowalevsky (9), Seeliger (14), van Beneden und Julin (16) und Davidoff (19) anschließen, wenn sie behaupten, daß das Mesoderm sowohl im vorderen wie auch im hinteren Körperabschnitt aus dem Entoderm abzuleiten ist.

Auf einem etwas älteren Stadium, bei dem der Blastoporus vollständig geschlossen ist, und die Nervenrinne sich zu bilden beginnt, treten die beiden obenerwähnten Abschnitte des mittleren Blattes noch deutlicher hervor, indem die Zellen des vorderen Körperabschnittes in rege Teilung eintreten und drei Lagen kleiner Zellen bilden, die sich später aus dem Verbande loslösen und zu freien Mesodermzellen werden, während die Mesodermzellen der hinteren Körperregion eine einfache Schicht großer, in drei Längsreihen angeordneter Zellen darstellen, aus denen die Muskulatur des Larvenschwanzes hervorgeht. Meine Fig. 7, 7*a*, 8 und 9 führen uns einige Querschnitte eines solchen Stadiums vor; nur auf einem Schnitt konnte ich noch ein Darmlumen wahrnehmen (Fig. 8). Es wird also der Urdarm allmählich infolge der Zellvermehrung verdrängt.

Fig. 7*a* ist der zehnte Schnitt der eben erwähnten Serie. An beiden Seiten des Embryos sehen wir eine Gruppe kleiner, sich stark färbender Zellen, die stellenweise in drei Schichten angeordnet sind. Nach vorn nimmt die Mächtigkeit der Mesodermstreifen ab; sie werden zwei- und schließlich einschichtig (Fig. 7). Auch nach hinten geht die Mesodermanlage kontinuierlich in die einschichtige Schwanzmuskulatur über. Diesen Übergang zeigen uns die Fig. 8 und 9. Direkt unter der Nervenanlage zwischen Chorda und Ectoderm sehen wir in Fig. 8 eine große, mit *sm* bezeichnete Zelle liegen, während ventralwärts noch ein zweischichtiger Strang zu beobachten ist, der uns die letzten Ausläufer des Mesoderms des vorderen Abschnittes wiedergibt. Schon auf dem nächsten Schnitt hat sich hier die Mehrschichtigkeit verloren, und es liegt an beiden Seiten der Chorda ein einschichtiges aus drei Zellreihen bestehendes Blatt, deren zellige Elemente später zu den Muskelzellen des Schwanzanhanges werden. Diese Befunde stimmen mit den Aufzeichnungen Seeligers (14) überein, wenn er sagt: »Ein jeder Streifen setzt sich aus drei Zellreihen zusammen, die nach hinten zu kontinuirlich in die seitlichen Muskelbänder des Schwanzes übergehen.«

Aus dem hier über die Mesodermentwicklung Gesagten geht also hervor, daß die Angaben Kowalevskys (9) und Seeligers (14) zu

Recht bestehen. Die seitlich, direkt unter dem Nervenrohr und dem Ectoderm gelegenen Entodermzellen werden zu den Zellen des mittleren Blattes, was im Widerspruch mit den Ausführungen DAVIDOFFS (19) steht, nach welchem das Mesoderm aus Mesodermgonaden hervorgehen soll, d. h. eine Entodermzelle teilt sich, und ein Teilprodukt wird zur Mesodermzelle, das andre bleibt Entodermzelle. Darmdivertikel, wie sie VAN BENEDEN und JULIN (16) gesehen haben, konnte ich nie beobachten, wohl aber trugen die Mesodermanlagen zur seitlichen Begrenzung des Urdarmes bei. Mit den Angaben CASTLES (23) sind meine Untersuchungen betreffs des Mesoderms des vorderen Körperabschnittes wohl in Einklang zu bringen, doch kann ich seine über das Mesoderm des hinteren Abschnittes gemachten Mitteilungen, nach welchen das mittlere Blatt dieser Körperregion aus dem Ectoderm entstehen soll, nicht bestätigen.

Es sei mir hier noch gestattet, etwas von meinem Thema abzuschweifen, um mit einigen Worten die Bildung der Chorda und des Nervenrohres klarzulegen.

Chorda. Daß die Chorda entodermalen Ursprungs ist, darüber sind sich alle Autoren klar. Sobald die Gastrulation vollendet ist, beginnt auch schon der sich über den ganzen Rücken des Embryos ausbreitende Blastoporus sich von vorn nach hinten zu schließen, indem die Seitenränder einander entgegenwachsen. Dies wird durch meine Fig. 5 klargelegt; hier haben sich die Doppelanlagen der Chorda noch nicht miteinander vereinigt. Links in der Zeichnung sehen wir drei Chordazellen, von denen die eine im Begriff ist, sich zu teilen, während rechts nur zwei derartige zur Chorda werdende Entodermzellen liegen. Gleichzeitig mit der Schließung des Blastoporus vereinigen sich nun auch die Doppelanlagen zu einem einheitlichen Gebilde, dessen längliche Zellen regelmäßig wie Palisaden aneinander gereiht stehen (Fig. 8). Daß die Chordazellen bei jüngeren Stadien ein Lumen zwischen sich frei lassen, wie es VAN BENEDEN und JULIN (16) wahrgenommen haben, kann ich nicht bestätigen.

In späteren Entwicklungsstadien verschieben sich die Chordazellen untereinander und stellen zunächst einen Doppelstrang dar (Fig. 36), der schließlich ein einschichtiger, im Querschnitt rundlicher (Fig. 39) Strang wird, dessen Zellen geldrollenartig angeordnet sind (Fig. 38).

Dieser kurze Hinweis auf die Art der Entstehung der Chorda möge genügen. Im zweiten Teil meiner Arbeit, der den Schwanzanhang der *Ciona intestinalis* behandelt, werde ich auf die weitere Entwicklung dieses Zellstranges, der zu einer homogenen Achse wird, eingehen.

Nervenrohr. Bei der Schließung des Blastoporus vereinigen sich, wie ich dies eben erwähnte, gleichzeitig mit den Chordazellen die Ectodermzellen der beiden seitlichen Anlagen (Fig. 5 und 4) und bilden nach Schwund des Urmundes eine über die ganze Länge des Embryorückens verlaufende Platte. Diese Zellen des äußeren Blattes sind plasmareicher als die andern Elemente und führen nur noch wenige Dotterschollen (Fig. 1). Was das Schicksal dieser Ectodermzellen angeht, so kann ich auf Grund meiner Untersuchungen angeben, daß diese Zellen später als Nervenrohr sich einsenken, weshalb ich ihnen hier schon die Bezeichnung Nervenzellen gebe. Schon KOWALEVSKY (9) erkannte, daß das ganze Nervensystem unmittelbar aus dem oberen Blatte stammt, welche Ansicht auch von den späteren Autoren geteilt wird.

Während der Bildung des Nervenrohres bleibt nach KOWALEVSKY (9) der Urmund als enger Spalt bestehen, er äußert sich darüber: »Während der Schließung der Rückenrinne ist die Einstülpungsöffnung von oben gar nicht mehr zu beobachten, und man kann nur deren Rest an optischen Längsschnitten als eine feine Spalte sehen, vermittels deren das sich schließende Nervenrohr mit der Darmhöhle kommuniziert.« Dieser Auffassung kann ich nicht beistimmen, ich muß mich vielmehr den Beobachtungen SEELIGERS (14) und DAVIDOFFS (19) anschließen, die festgestellt haben, daß der Urdarm vollständig abgeschnürt ist, bevor das Nervenrohr aus der dorsalen Ectodermplatte gebildet wird.

Die Nervenplatte, die also aus allen medianen Zellen des Rückenteils des oberen Blattes besteht (Fig. 2 und 3), bildet im Laufe der Entwicklung durch Hebung der äußeren Randzellen, die dann die Medullarwülste darstellen, eine Nervenrinne, und zwar entsteht diese Nervenrinne auf der ganzen Länge des Rückens. Die Rinnenbildung beginnt am hintersten Ende, so daß man in dieser Region eine tiefe Einstülpung bemerken kann (Fig. 8 und 9), die nach dem Vorderende des Körpers zu immer seichter wird (Fig. 7*a*) und füglich als Nervenplatte ausläuft (Fig. 7). Die Nervenrinne schließt sich zum Nervenrohr, und dieses tritt, der Beschaffenheit der Nervenrinne entsprechend, zuerst im hinteren Körperabschnitt des Embryos auf; dadurch erhält die Nervenanlage das Aussehen einer vorn abgeschrägten Röhre (Fig. 10—13). Sobald die Nervenzellen zu einem Rohr zusammengetreten sind, überwächst das Ectoderm die Nervenanlage. Nur am vordersten Ende bleibt das Nervenrohr längere Zeit durch den Neuroporus nach außen zu geöffnet. Endlich schließt sich auch dieser.

Über die Art und Weise, wie sich die Nervenplatte zu einem Rohr schließt, sind verschiedene Meinungen laut geworden. Im Nachfolgenden will ich die Ansicht DAVIDOFFS (19) betreffs dieser Frage wörtlich anführen: »Die obere Kante der Medullarwülste wird aber stets von Zellen eingenommen, die durch ihren indifferenten Charakter noch zu den Ectodermzellen zu rechnen sind. Vorher wird dies nicht so deutlich wie später, wenn die Differenzierung der nervösen Zellen fortgeschritten ist. Dann sieht man vorn die Nervenplatte wie früher aus einer queren Reihe von vier Zellen zusammengesetzt; diesen schließen sich seitlich je eine Ectodermzelle an, welche vorn noch seitlich von den lateralen Zellen der Nervenplatte liegen (Taf. XXII, Fig. 63), weiter hinten aber durch die Erhebung der Medullarwülste allmählich eine dorsale Stellung zu ihnen gewinnen und so über den lateralen Rand der Nervenplatte zu liegen kommen (Fig. 64). Zwei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 65) haben sich die Medullarwülste noch mehr erhoben und sind in Fig. 66 auch schon nahe aneinander gerückt. In Fig 67 endlich ist der Verschluß erfolgt. Diese drei letzten Figuren zeigen, daß die ursprünglich an der Kante der Medullarwülste gelegenen Ectodermzellen mit in den Bereich des Medullarrohres hineingezogen worden sind, so daß die Wandung des letzteren nicht, wie zu erwarten war, aus vier, sondern aus sechs Zellen besteht. Das Dach des Nervenrohres wird eben durch die erwähnten ‚Kantenzellen‘ gebildet, welche auch jetzt noch den histologischen Charakter der Ectodermzellen bewahrt haben und sich von den übrigen Zellen der Rohrwand wesentlich unterscheiden. Auf dem nächst hinteren Schnitt, Fig. 68, sind sie ebenfalls zu sehen, selbst in Fig 69 sind noch Andeutungen von ihnen vorhanden. Weiter hinten aber scheint die Beteiligung der Kantenzellen an der Bildung des Medullarrohres nicht mehr stattzufinden, denn letzteres wird immer nur von vier Zellen gebildet, welche auch nur selten noch ein Lumen zwischen sich erkennen lassen (Taf. XXII, Fig. 70, 60, 61). Sehr bald nehmen die ‚Dachzellen‘ des Nervenrohres die Beschaffenheit echter Nervenzellen an und sind dann nur ihrer Lage nach von den übrigen Zellen zu unterscheiden.«

Nach DAVIDOFF (19) vollzieht sich also der Verschluß der Nervenrinne infolge Auftretens zweier Deckzellen. Zu gleichem Resultat kommt SALENSKY (21) bei der von ihm untersuchten *Diplosoma Listeri*, indem er beim Schluß der Nervenrinne eine derartige Deckzelle konstatieren kann, die er mit den beiden Dachzellen der *Distaplia magnilarva* homologisiert. Denselben Befund kann Salensky (22) jedoch nicht bei *Didemnum niveum* feststellen. Hier erwähnt er keine Deckzellen, sondern läßt das Nervenrohr einfach durch Einstülpung der Rückenplatte entstehen. Dieser letzten Ansicht Salenskys muß ich beistimmen, ich habe niemals derartige in der Entwicklung so auffallend zurückgebliebene Deckzellen, wie sie Davidoff (12) angibt, vorgefunden.

Meine Fig. 10—13 stellen Querschnitte durch die Rückenregion eines Embryo dar, bei welchem die Nervenrinne zur Hälfte geschlossen ist. Im vorderen Körperabschnitt setzt sich das Nervensystem aus bedeutend mehr Zellen zusammen, wie im hinteren. Ich fand vorn meist sechs Zellen, doch konnte ich die Beobachtung machen, daß hier und da auch sieben bis acht Nervenzellen auf einem Querschnitt auftraten, die alle die diesen Zellen eigne Differenzierung aufwiesen. Im hinteren Abschnitt setzt sich das Nervenrohr immer nur aus vier Zellen zusammen, und diese liegen so ineinander gekeilt, daß das Lumen, das im vorderen Teile deutlich zu erkennen ist (Fig. 12), hier vollständig schwindet (Fig. 13), was auch schon von Davidoff (19) festgestellt wurde. Ich kann mich der Äußerung Seeligers (14) anschließen, wenn er sagt: »Im vordersten Teile ist die sich einsenkende Medullarplatte um vieles breiter als im hinteren, und so erscheint also auch später das Nervenrohr nach vorn zu verbreitert und bedeutend angeschwollen.«

Die Fig. 10 zeigt uns den vordersten Teil der Nervenanlage. Wir haben hier sechs große plasmareiche Zellen, in denen nur noch vereinzelt Dotterschollen auftreten; das Plasma tritt in der Umgebung des Kernes stark hervor und bildet eine Sternform. Zwar ist in den Nervenzellen, die in der Mitte liegen, die Dotterresorption etwas weiter vorgeschritten, als in den am Rande auftretenden, doch habe ich nie einen so auffallenden Unterschied in histologischer Beziehung zwischen den Kantenzellen (Davidoff [19]) und den in der Mitte liegenden Nervenzellen beobachten können, wie es Davidoff bei *Distaplia magnilarva* beschrieben hat. Die Randzellen der Nervenplatte sind sehr wohl als Nervenzellen zu erkennen und deutlich vom Ectoderm abgegrenzt.

Etwas weiter hinten hat sich schon eine Nervenrinne gebildet; es treten die Medullarwülste stark hervor (Fig. 11). In Fig. 12 haben sich die Medullarwülste in der Mittellinie zu einem Rohr vereinigt.

Dieses Rohr wird von sechs Zellen gebildet, von denen die beiden mit x bezeichneten Zellen den Dachzellen DAVIDOFFS (19) entsprechen. Recht deutlich geht jedoch aus meiner Zeichnung hervor, daß diese Zellen dieselbe Differenzierung aufweisen, wie die vier in der Tiefe liegenden. Diese dorsal gelegenen Zellen sind also hier sehr wohl schon als Nervenzellen anzusprechen, und es liegt kein Grund vor, ihnen eine gesonderte Stellung einzuräumen. Über dem Nervenrohr hat sich das Ectoderm noch nicht geschlossen; die Nervenplatte bildet sich also erst vollständig zu einem Rohre um, und dann erst rücken die Zellen des ectodermalen Hautepithels von der Seite her gegen die Mittellinie vor, wo sie sich vereinigen.

Nach hinten zu nimmt die Zahl der Nervenzellen ab, und unsre Fig. 13 weist nur noch vier derartige Zellen auf, die so dicht aneinander gelagert sind, daß in ihrer Mitte kein Lumen mehr zu erkennen ist.

Wie wir eben die Nervenrohrbildung im hinteren Abschnitt des Embryos besprochen haben, genau so wiederholt sie sich bei etwas älteren Individuen im vorderen, bis schließlich über die ganze Rückenfläche ein Rohr hinwegzieht, das in dorsoventraler Richtung abgeflacht erscheint. Es geht also die Entstehung des Nervenrohres von hinten nach vorn vor sich; in dieser Hinsicht kann ich mich SEELIGER (14) anschließen, wenn er sagt: »Mit dem Verschluß des Blastoporus rückt die Bildung des Nervenrohres in der dorsalen Medianlinie nach vorn zu immer mehr vor, so daß im hinteren Körperteil bereits ein vollständig geschlossenes Rohr vorhanden ist, während im Vorderteil noch eine weite muldenförmige Vertiefung der entsprechenden Ectodermpartie zu erkennen ist. Wir finden dieselben Vorgänge bei der Nervenrohrbildung im vorderen Körperteile älterer Embryonen, wie in der hinteren Leibesregion jüngerer Stadien.«

Wie bereits erwähnt, besteht das Nervensystem vorn aus sechs bis acht Zellen, während hinten stets nur vier derartige Elemente auftreten. Im Laufe der Entwicklung vermehren sich die Nervenzellen der vorderen Region, und es geht aus ihnen die Sinnesblase, Flimmergrube und das Rumpfganglion hervor; die Zellen des hinteren Körperteils, der durch Längsstreckung zum Schwanzanhang wird, behalten ihre Vierzahl bei und bilden zwischen Ectoderm, Muskelzellen und Chorda an der dorsalen Seite des Ruderorgans liegend, das Nervenrohr desselben (siehe II. Teil meiner Arbeit).

Nachdem ich im vorstehenden die Entstehung der Dorsalorgane bei *Ciona* klargelegt zu haben glaube, schreite ich jetzt zur Beschreibung der von mir an *Molgula nana* beobachteten Vorgänge betreffs des Ursprungs des Mesoderms. Wir werden erfahren, daß hierin die *Molgula nana* im wesentlichen mit der *Ciona intestinalis* übereinstimmt.

2. Molgula nana.

(Taf. I, II u. III, Fig. 14—35.)

Schon die ersten Stadien bis zur Gastrulation zeigen uns dieselben Vorgänge, wie ich sie bei *Ciona intestinalis* beschrieben habe. Die langgestreckten Entodermzellen werden von den kubischen Ectodermzellen kalottenförmig umgeben, ohne daß zwischen ihnen eine Furchungshöhle zu bemerken ist. Es kann also auch hier die Gastrulation nicht durch Einstülpung zustande kommen, und es wird der Urdarm in genau derselben Weise gebildet, wie dieser von SEELIGER (14) bei *Clavelina lepadiformis* und von mir bei *Ciona intestinalis* festgestellt wurde.

Die noch vor vollendeter Gastrulation von KUPFFER (7) zwischen Ectoderm und Entoderm beobachteten Zellen, die er als mittleres Blatt deutet, konnte ich bei *Molgula* nicht wahrnehmen, es besteht vielmehr der Embryo nach beendeter Gastrulation nur aus zwei Keimblättern: dem Ectoderm und dem Entoderm.

Bald nach dem Auftreten des Gastrulastadiums beginnt auch der Urmund, der die ganze Dorsalseite einnimmt, sich in derselben Weise zu schließen, wie ich es bei *Ciona intestinalis* auseinandergesetzt habe. Die Verlagerung des Blastoporus nach dem hinteren Körperende kommt auch hier durch das schnellere Wachstum der vorderen Lippe zustande (Fig. 14).

In der Umgebung des Blastoporus und im Urdarm bemerken wir in meiner Fig. 14 verschiedenartig gestaltete Zellen liegen, deren Plasma ein starkes Netzwerk darstellt, und die einen deutlich hervortretenden, wandständigen Kern haben. Diese Zellen wurden schon von SEELIGER (Testazellen), DAVIDOFF (Abortiveier) und SALENSKY (Kalymmocyten) beobachtet. Man findet sie auch nach Schluß des Blastoporus im Urdarm (Fig. 22 und 24). Das Auftreten an dieser Stelle ist wohl leicht zu erklären, da die Testazellen zwischen Eihülle und Embryo gelagert sind und bei Bildung der Gastrula leicht in den Urdarm gelangen, um dann durch Schluß der Blastoporusränder von der Außenwelt abgeschnitten zu werden. Hier im Urdarm gehen diese Zellen ihrem Untergang entgegen, indem sie, wie DAVIDOFF beobachtete, den Entodermzellen zur Nahrung dienen.

Im engen Zusammenhang mit der Schließung des Blastoporus steht auch bei *Molgula nana* die Entwicklung des Mesoderms. Auch hier entsteht das mittlere Blatt direkt aus dem Entoderm. Das Entoderm teilt sich, wie wir es bei *Ciona* feststellen konnten, in drei (vier) Teile: Chorda, Mesoderm (zwei) und sekundäres Entoderm.

Die erste Anlage der Mesodermzellen bemerken wir auf einem Stadium, dessen Blastoporus noch nicht ganz geschlossen ist, und das ungefähr dem in Fig. 14 gezeichneten Embryo entspricht. Die Schnitte 15—18 liegen vor dem Blastoporus, die Schnitte 19 und 20 haben den Blastoporus in der Mitte bzw. dem hinteren Teile getroffen. Auf dem Schnitt 15 können wir nur zwei Keimblätter beobachten; in der Mitte die großen Entodermzellen, umgeben vom Ectoderm, deren dorsale Zellen wie bei *Ciona intestinalis* eine eigenartige Differenzierung aufweisen, was sich durch den ganzen Embryo verfolgen läßt. Diese Zellen bilden die Nervenplatte, die durch Einstülpung zum Nervenrohr wird. Der Schnitt 16 ist der siebente der Serie, er trifft das vorderste Ende des Urdarmes. Die mit *mz* bezeichnete Zelle stellt uns die erste Mesodermzelle dar. Einige Schnitte weiter nach hinten sehen wir an derselben Stelle eine in Teilung begriffene Mesodermzelle, und zwar teilt sich die Zelle radial, indem die Spindel eine tangentiale Stellung einnimmt. Im Schnitt 18 sehen wir, wie die Mesodermzellen sich an der Bildung des Urdarmes beteiligen, ohne daß irgendwie von Divertikel im Sinne von VAN BENEDEN und JULIN (16) die Rede sein könnte. Diese von mir als Mesodermzellen bezeichneten im Entoderm liegenden Elemente unterscheiden sich in histologischer Hinsicht in keiner Weise von den übrigen Entodermzellen. Die Zellen sind sowohl im Entoderm als auch im Mesoderm gleichmäßig mit Dotterschollen erfüllt, und auch die Kerne zeigen keine Merkmale, die uns veranlassen könnten, die Zellen verschiedenen Keimblättern angehören zu lassen. Betrachten wir jedoch ein etwas weiter entwickeltes Stadium, so wird es klar werden, daß die in Fig. 16—18 mit *mz* bezeichneten Zellen diejenigen Entodermzellen sind, aus denen das mittlere Blatt des vorderen Körperabschnittes hervorgeht.

Die Fig. 25—27 führen uns Schnitte vor aus der vorderen Körperregion eines Embryo, bei dem der Blastoporus schon geschlossen ist, und das Nervenrohr sich zu bilden beginnt. Hier liegen genau an der Stelle, wo wir im vorigen Stadium die großen mit *mz* bezeichneten Zellen vorfanden, zahlreiche kleine Zellen, die durch Teilung aus diesen hervorgegangen sind. Daß diese sich deutlich vom Entoderm abhebenden kleinen Zellen das mittlere Keimblatt darstellen, darüber kann wohl kein Zweifel sein. Auf dem Schnitt der Fig. 25, welcher der vordersten Region angehört, ist das Mesoderm einschichtig; weiter nach hinten wird es jedoch zweischichtig (Fig. 26), bis es schließlich eine Mächtigkeit von drei Zellenlagen aufweist (Fig. 27). Nach hinten zu nimmt dann wieder das Mesoderm kontinuierlich ab und wird endlich wieder einschichtig. Das Verhalten des Mesoderms im vorderen Körperabschnitt gleicht mithin vollständig dem bei *Ciona intestinalis*, nur besteht der folgende Unterschied. Während sich nämlich die Mesodermelemente der *Ciona* durch Plasmareichtum und wenig Dotterschollen vom Entoderm unterscheiden, können wir bei den Mesodermzellen der *Molgula* nur eine geringere Größe gegenüber den Entodermzellen feststellen; eine Differenz in der Beschaffenheit des Zellplasmas war nicht zu erkennen.

Schreiten wir jetzt zur Betrachtung des mittleren Blattes im hinteren Körperabschnitt. Nach der Abhandlung von Castle (25) entstehen, wie erwähnt, die zu Muskelzellen werdenden Mesodermzellen dieser Region ebenso wie das Nervenrohr aus dem Ectoderm, indem das obere Blatt von hinten in das Innere eindringt. Diese Entstehung der Schwanzmuskelzellen kann ich auch bei *Molgula* nicht auffinden. Wohl bemerkte ich bei einigen Individuen, daß von hinten her die Ectodermzellen über den Rand des Entoderms hinweggriffen (Fig. 20), ich konnte jedoch nie feststellen, daß diese, nach meiner Ansicht zum Nervenrohr werdenden Zellen des oberen Blattes, als Mesoderm in die Tiefe rückten. Die von mir in Fig. 19 und 20 mit *mz* bezeichneten Zellen halte ich für die Entodermzellen, die zu den späteren Muskeln des Ruderorgans werden.

Im Gegensatz zu den Mesodermzellen der vorderen Leibesregion beginnen die Zellen des mittleren Blattes im hinteren Teile sich frühzeitig histologisch zu differenzieren (Fig. 21—24). Diese Differenzierung macht sich durch Schwinden der Dotterschollen und durch Auftreten von körnigem Plasma in der Umgebung des Kernes bemerkbar. Der Umstand, daß die Bildung des Protoplasmas immer in der Umgebung des Kernes auftritt, könnte uns dazu bestimmen, dem Kern bei diesem Akt eine gewisse Rolle beizumessen. Doch konnte ich keinerlei amöboide Formveränderungen am Kern wahrnehmen; ich fand ihn vielmehr immer fast kugelrund vor, was wohl darauf schließen läßt, daß der Kern für die Dotterresorption keine hervorragende Bedeutung hat.

Infolge dieser Veränderung sehen wir eine große Ähnlichkeit der Zellen des Mesoderms mit denen des Nervenrohres, was auch wohl CASTLE (23) veranlaßt hat, den Zellen einen gemeinsamen Ursprung zu geben. Daß diese histologische Übereinstimmung jedoch durchaus nicht beweisend ist für eine Entstehung aus gemeinsamer Anlage, zeigen deutlich meine Fig. 21—24, bei denen Zellen, die zweifellos dem Entoderm entstammen, genau dieselbe Differenzierung in der Umgebung des Kernes aufweisen, wie ich dies bei der Nervenanlage beobachten konnte. Daraus geht deutlich hervor, daß die Umwandlung der plasmaarmen, dotterreichen Zellen in plasmareiche aber dotterarme an Ort und Stelle vor sich geht, und zwar schreitet der Prozeß von hinten nach vorn vor, was nach Betrachtung meiner Zeichnungen 21—24 wohl keiner näheren Erörterung mehr bedarf.

Auf einem etwas älteren Stadium tritt die Differenzierung der Zellen des mittleren Blattes im hinteren Abschnitt noch deutlicher hervor. Die Fig. 28—30 entstammen einem Embryo, dessen Nervenrohr in der hinteren Hälfte bereits geschlossen ist, in der vorderen noch als Platte offen liegt, und zeigen uns die allmählich fortschreitende Umbildung. In Fig. 30 sieht man an jeder Seite der Chorda drei plasmareiche Zellen; weiter vorn liegen noch dotterreichere Elemente, und endlich trifft man, wie dieses Fig. 29 und 28 beleuchten, im vordersten Körperabschnitt die Entoderm ähnlichen plasmaarmen Mesodermzellen, die mit den Schwanzmuskelzellen kontinuierlich verbunden sind. In gleicher Weise konnte ich dieses bei *Ciona intestinalis* verfolgen. Bei *Molgula nana* unterscheidet sich das Mesoderm im vorderen und hinteren Embryonalabschnitt nicht nur dadurch, daß es vorn mehrschichtig, hinten einschichtig ist, sondern überdies zeigt es hinten die oben erwähnte Eigentümlichkeit der Zellkörper. Bei *Ciona* ließ sich das letztere nicht nachweisen, und erst später differenzieren sich die Schwanzmuskelzellen in einer vom vorderen Mesoderm abweichenden Weise.

In allen wesentlichen Zügen stimmt aber die Bildung des Mesoderms bei *Molgula nana* mit der bei *Ciona intestinalis* überein. Die seitlich gelegenen Entodermzellen wandeln sich direkt zu Zellen des mittleren Blattes um und treten vorn in Gruppen zusammen, die aus mehreren Schichten bestehen, während in der hinteren Leibesregion das Mesoderm einschichtig bleibt.

Wie ich bei *Ciona intestinalis* im Anschluß an die Mesodermbildung die Chorda und das Nervenrohr kurz behandelt habe, will ich auch die Entwicklung der erwähnten Organe der *Molgula nana* hier berücksichtigen.

Chorda. Dieses dorsal gelegene Gebilde entsteht auch bei *Molgula nana* aus zwei seitlichen Entodermanlagen, die, nachdem sie sich in der Mittellinie vereinigt haben, das Dach des Urdarmes bilden (Fig. 18). Dieser Strang wird dann zweischichtig (Fig. 59) und schließlich durch Verschiebung der Zellen einschichtig (Fig. 61), wie ich dieses auch bei *Ciona intestinalis* beschrieben habe. Nachdem sich der Schwanzanhang vollständig ausgebildet hat, beginnen die Zellen in einen gallertartigen Strang überzugehen, der von einer Zellenscheide umschlossen ist und das Stützorgan des Ruderschwanzes vorstellt (vgl. II. Teil meiner Arbeit).

Nervenrohr. Hand in Hand mit der Vereinigung der beiden seitlichen Chordaanlagen geht die Bildung der Rückenplatte, und zwar treffen beide gleichzeitig in der Mitte zusammen. Denselben Befund konnte ich bei *Ciona intestinalis* feststellen, und da mußte ich schon hervorheben, daß ich einen Vorgang, wie ihn Castle (23) in seiner Fig. 91 wiedergibt, nicht bestätigen konnte.

Nach Schluß des Blastoporus nimmt die Nervenplatte die ganze Rückenfläche ein; vorn besteht sie aus sechs bis acht Zellen (Fig. 31 und 32), hinten immer nur aus vier (Fig. 35). Diese Zellen unterscheiden sich durch ihre Differenzierung und Form von den Ectodermzellen. Sogenannte Randzellen, die noch die Struktur der Ectodermzellen haben sollen, wie es Davidoff (19) beschreibt, sind mir nicht aufgefallen; das über diese Zellen bei der Besprechung der *Ciona* Gesagte trifft auch bei *Molgula* voll und ganz zu.

Durch Einstülpung der Medullarplatte entsteht eine Rinne, die sich nach vorn zu allmählich abflacht. Die Rinnenbildung beginnt hinten und schreitet nach vorn zu vor, und in der gleichen Weise vollzieht sich die Umbildung zum Nervenrohr. Dieses wird uns durch meine Fig. 31—35 veranschaulicht, die uns Schnitte eines Stadiums vorführen, auf dem der vordere Teil der Rinne noch offen ist. In Fig. 31 besteht die Nervenanlage aus sieben Zellen, in Fig. 32 aus acht, die alle den Charakter der Nervenzellen zeigen und sich schar von dem Ectoderm abheben. Die mittleren Zellen zeigen zwar eine vorgeschrittenere Differenzierung als die am Rande liegenden, doch kann ich nicht den Unterschied zwischen diesen Elementen wahrnehmen, wie ihn Davidoff (19) hervorhebt. Diese beiden Zeichnungen (31 und 32) sind den Fig. 10 und 11 der *Ciona intestinalis* gleichzustellen. In Fig. 33, die dem Schnitt 12 entspricht, haben sich die Medullarwülste vereinigt und stellen ein deutliches Rohr dar, dessen Wandungen aus vier großen in der Tiefe liegenden und zwei die Decke bildenden kleinen Zellen zusammengesetzt sind. Diese beiden kleinen Zellen sind den Dachzellen DAVIDOFFS (19) zu homologisieren, zeigen jedoch dieselbe Differenzierung wie die übrigen Nervenzellen, indem die Dotterschollen fast vollständig verzehrt sind und sich in der Umgebung des Kernes körniges Plasma angesammelt hat; sie weisen also nicht mehr den Charakter des Ectoderms auf und müssen daher jetzt schon als Nervenzellen gedeutet werden. Die Ectodermzellen haben sich noch nicht miteinander vereinigt; erst in Fig. 34 berühren sich die Zellen des Hautepithels und schließen das hier nur noch aus vier Zellen bestehende Rohr vollends ab. Dieses tritt noch deutlicher in Fig. 35 (vgl. Fig. 13) hervor. Hier weist die Nervenanlage kein Lumen mehr auf, sie besteht vielmehr aus vier keilförmig ineinander greifenden Zellen, deren Anlage in dorsoventraler Richtung etwas abgeflacht ist und im Querschnitt ein Oval darstellt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Differenzierung der zu Nervenzellen werdenden Ectodermzellen vor Beginn der Einfaltung auftritt, und daher eine Verschiedenheit der das Nervenrohr bildenden Zellen, wie es DAVIDOFF (19) bei *Distaplia magnilarva* beobachtete, nicht wahrgenommen werden kann.

So wie sich hinten die Nervenrinne zu einem Rohr umbildet, geschieht das auch im vorderen Teil, so daß die Rückenregion von einem Rohr eingenommen wird, dessen Lumen vorn am weitesten ist, während im hinteren Abschnitt das Lumen allmählich schwindet.

Aus diesem einfachen Rohr geht das Nervensystem hervor, das bei der ausgebildeten Larve aus drei Teilen besteht: Sinnesblase und Flimmergrube, Rumpfganglion und Nervenstrang, der an der Dorsalseite des Schwanzanhanges ein aus vier Zellen sich zusammensetzendes Rohr darstellt (siehe II. Teil meiner Arbeit).

In bezug auf die Bildung der Chorda und des Nervenrohrs sehen wir also auch bei *Molgula nana* dieselben Vorgänge, wie ich sie bei *Ciona intestinalis* hervorhob; die Chorda entsteht durch Abschnürung von Entoderm aus der dorsalen Wand des Urdarmes, das Nervensystem dagegen aus dem Ectoderm durch Einstülpung.

II. Der Schwanzanhang der freischwimmenden Larve.

Der nun folgende zweite Teil meiner Untersuchungen beschäftigt sich mit dem Ruderapparat der freien Larve und seinen Organen. Bevor ich jedoch zu meinen eignen Untersuchungen übergehe, will ich einen Überblick über die bisher erschienenen wichtigsten Arbeiten geben, die auf diesen Schwanzanhang näher eingehen.

Zuerst waren es Milne Edwards (1) und P. J. van Beneden (2), die dieses Organ kurz beschrieben. Ihre Aufzeichnungen wurden durch die Untersuchungen Kowalevskys (4) bedeutend erweitert. Nach ihm besteht der Schwanzanhang der Ascidienembryonen aus Epithelialschicht, Achsenstrang und einer zwischen diesen beiden Gebilden liegenden Muskelschicht. Aus den Zellen des Achsenstranges, der von der Nervenblase bis zum Ende des Schwanzes reicht, entsteht die Chorda und die Chordascheide. Über die Entstehung dieser beiden Gebilde schreibt Kowalevsky: »Zwischen je zwei Nachbarzellen erscheint anfangs in der Mitte ein fast punktartiges stark lichtbrechendes Körperchen, welches mehr und mehr anwächst und die Zellsubstanz aus der Mitte des Stranges verdrängt. Endlich, nachdem diese Substanz schon so angewachsen ist, daß der zentrale Teil der Zellen ausgepreßt ist, schmilzt sie zusammen und es entsteht in der Mitte des einfachen Zellstranges ein Strang von fester Gallertsubstanz, der als Skelett des Schwanzes anzusehen ist. Das Plasma der Zellen wird ganz an die Peripherie gedrückt und stellt die Scheide dar, die schließlich aus einer Reihe von Kernen und einer unbedeutenden Menge Protoplasma besteht.«

Metschnikoff (5) fügt den von Kowalevsky (4) beschriebenen Organen noch ein Nervensystem hinzu, das aus dem großen Hirnganglion entspringen soll, nach hinten schmäler wird und in das Innere des Schwanzes eindringt. Abweichend von den Resultaten Kowalevskys (4) hat Metschnikoff (5) in der Chordascheide keine Kerne konstatieren können.

Durch die Beobachtungen Kupffers (6 und 7) und Dönitz' (24) werden die bisherigen Befunde im wesentlichen um nichts erweitert. Kupffer will bei der von ihm untersuchten Larve eine Muskelschicht gesehen haben, die aus zwei Zellenlagen bestehen soll, während Dönitz den Achsenstrang nicht als Chorda bezeichnet wissen will.

In seiner Arbeit über »Neue Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien« teilt Ganin (8) über die Entstehung der Chorda folgendes mit: »Die sehr charakteristischen, großen Zellen des Larvenschwanzes (Chorda dorsalis) entstehen, nach der Absonderung der Hautschicht aus den großen Zellen der Embryonalanlage. Die Zellen der Chorda dorsalis existieren nur kurze Zeit, dann fließen sie zusammen, und es entsteht an ihrer Stelle im Larvenschwanze ein Zentralkanal.«

Ein Jahr später macht Kowalevsky (9) über die Entwicklung der Chorda wichtige Mitteilungen. Nach ihm entsteht die Chorda aus mehreren Zellreihen, die sich im Laufe der Entwicklung so zwischen einander einschieben, daß schließlich nur eine Zellreihe vorhanden ist. Das Schwinden der Kerne in den Chordazellen, wie es von Metschnikoff (5) beobachtet wurde, kann Kowalevsky nicht bestätigen, da er dieselben noch in der Chordascheide hat auftreten sehen. Die Zellen des an der ventralen Seite des Schwanzanhanges liegenden Entodermstreifens verlieren ihren Zusammenhang, sobald die Larve frei zu schwimmen beginnt, werden in die hintere Region des Individuums gedrängt und gehen dort in Blutkörper über.

Der erste, der von Fibrillen an der der Chorda anliegenden Muskelschicht spricht, ist Kupffer (11), indem er sagt: »Die Fibrillen der äußersten Längsfaserschicht des Markes treten in dem Moment des Todes bestimmter hervor.« Weiter erwähnt er nichts über die Muskelzellen, doch nach seiner Zeichnung 9, Taf. XXVII, kann man dieselben als spindelförmig bezeichnen.

Nach Giard (12) soll sich das Nervenrohr nicht in den Schwanzanhang verlängern.

Derselbe Autor beschäftigt sich im Jahre 1874 ausgiebig mit der Strahlung des Flossensaumes bei Ascidienlarven. Es wird hervorgehoben, daß die Strahlen der Schwanzflosse in frappanter Weise an diejenigen der Embryonen der Fische erinnern. Diese stark sichtbaren Strahlen fallen im rechten Winkel zur Längsachse, am Schwanzende divergieren sie schnell und werden schließlich parallel der Achse.

Eine eigenartige Beschreibung des Schwanzanhanges von *Botryllus violaceus* gibt H. Reichert (25). Nach ihm besteht das Ruderorgan aus drei Teilen: Die cellulose Schicht, der Achsenstrang und die kontraktile Schicht. Der Achsenstrang, der durch die ganze Länge des Schwanzes zieht, reicht nicht in den Körperabschnitt hinein und ist von der kontraktilen Schicht umgeben, die aus acht Zellreihen zusammengesetzt ist. Infolge leichter Pressung mit dem Deckglas konnte Reichert die kontraktile Schicht in so viele Längsbänder auflösen, als longitudinale Zellreihen vorhanden waren (vgl. Taf. IV, Fig. 6); auch war es ihm möglich einzelne Muskelzellen zu isolieren (vgl. Taf. IV, Fig. 6 und Taf. V, Fig. 9 und 10). Die einzelnen Zellkörper sind nicht spindelförmig, sondern stellen Rechtecke dar. Fibrillen hat Reichert an den Muskelzellen nicht nachweisen können; er schreibt die kontraktilen Eigenschaften dieser Zellenelemente dem Protoplasma zu. Ferner meint REICHERT, daß KOWALEVSKY (4 und 9) und KUPFFER (6, 7 und 11) die kontraktile Schicht für das Epithel des Schwanzes gehalten haben, doch bin ich geneigt, die kontraktile Schicht REICHERTS mit der von KOWALEVSKY und KUPFFER beobachteten spindelförmigen Zellschicht zu identifizieren und anzunehmen, daß REICHERT das Ectodermepithel übersehen hat. Dasselbe gilt für das Nervenrohr und für den Entodermstreifen, deren Vorhandensein REICHERT ebenfalls an seinem Objekte nicht hat feststellen können.

SEELIGER (14) kann im Jahre 1884 den von KOWALEVSKY (4 und 9) und KUPFFER (6, 7 und 11) beobachteten Aufbau des Schwanzanhanges bestätigen. Aus der Arbeit ersehen wir, daß die Schwanzmuskulatur, die durch die langgezogene sechseckige Form ihrer zelligen Elemente charakterisiert ist, aus zwei seitlich von der Chorda verlaufenden einschichtigen Streifen besteht. Jeder Streifen ist aus drei längs verlaufenden Zellreihen zusammengesetzt, die den ganzen Raum zwischen Ectoderm und Chorda einnehmen, während dorsal das Nervenrohr, ventral der Entodermstreifen liegt. SEELIGER beschreibt die Lage und den Verlauf der an den Muskelzellen auftretenden quergestreiften Fibrillen wie folgt: »Eine jede Muskelzelle scheidet sowohl an der der Chorda als auch an der dem Hautepithel zugekehrten Seite, außer den die das Nervenrohr und den Entodermfortsatz begrenzenden Zellen an der diesen Gebilden zugewendeten Fläche Fibrillen aus. Die Fibrillen verlaufen nicht in der Längsrichtung der Zellen, sondern kreuzen diese unter einem spitzen Winkel und verstreichen parallel zur Zellgrenze.«

In der gleichzeitig mit ebenerwähnter Abhandlung erschienenen Arbeit über das Zentralnervensystem der Ascidien von VAN BENEDEN und JULIN (26) wird auch kurz auf die einzelnen Teile des Schwanzanhanges eingegangen. In Fig. 10, Taf. XVII geben diese belgischen Forscher einen Querschnitt durch den Schwanz eines *Clavelina*-Embryo, auf dem jederseits von der Chorda drei Muskelzellen gezeichnet sind, die alle an ihrer ganzen Peripherie Muskelfibrillen ausgeschieden haben, was also in Widerspruch mit den Beobachtungen SEELIGERS (14) steht, der, wie wir gesehen haben, an den Flächen, mit denen die drei Muskelzellen eines jeden Bandes zusammenstoßen, keine Fibrillen antraf. Im übrigen stimmen die Aufzeichnungen mit denen SEELIGERS (14) überein.

Die oben erwähnte REICHERTsche (25) Arbeit findet durch die im Jahre 1890 erschienenen Untersuchungen LAHILLES (27) keine

Bestätigung. Nach ihm treten auch bei *Botryllus smaragdus* jederseits der Chorda drei Muskelzellen auf, ferner ein Nervenrohr und ein Entodermfortsatz, welche Gebilde alle vom Ectoderm eingerahmt sind, wie dies schon von früheren Autoren bei den einfachen Ascidien gefunden wurde. Es ist wohl dadurch erwiesen, daß die Angaben Reicherts (25) nicht zutreffend sind, und daß *Botryllus* in bezug auf die den Schwanzanhang zusammensetzenden Organe nicht eine so gesonderte Stellung einnimmt, wie es nach der Darstellung Reicherts (25) erscheinen möchte. Die Vermutung Seeligers (14) hat sich durch die Untersuchungen Lahilles (27) als gerechtfertigt erwiesen, denn er sagt: »Ich zweifle durchaus nicht, daß die Larven der zusammengesetzten Ascidien einfacher organisiert sein werden, aber manches in Reicherts Darstellung scheint mir denn doch dem Tatbestande nicht zu entsprechen und auf eine ungünstige Konservierung seiner Objekte schließen zu lassen.«

Nachdem ich durch Vorstehendes den wesentlichen Inhalt der wichtigsten Arbeiten über den Schwanzanhang der Ascidienlarven vorausgeschickt habe, wende ich mich jetzt zu meinen eignen Beobachtungen, und möchte ich gleich hier bemerken, daß meine Untersuchungen an mehreren Species vorgenommen wurden und zwar an *Ciona intestinalis*, *Clavelina lepadiformis* und *Molgula nana*. Ich werde jede Form einzeln besprechen und, um allzuvielen Wiederholungen aus dem Wege zu gehen, die den Schwanzanhang aufbauenden Organe gesondert behandeln. Ein Vergleich der von mir bearbeiteten Organe soll an passender Stelle während der Beschreibung eingeschaltet werden.

1. Ciona intestinalis.

(Taf. III, Fig. 36—50.)

Wie wir schon in dem Abschnitt, der die Mesodermbildung von *Ciona intestinalis* behandelt, sahen, beginnt zur Zeit der Schließung des Blastoporus und der Bildung des Nervenrohres der Embryo in die Länge zu wachsen, um dann durch Verjüngung des hinteren Körperabschnittes eine birnförmige Gestalt anzunehmen (Fig. 36). Dieses verjüngte hintere Ende des Körpers zieht sich nun in die Länge und wird so zum Schwanzanhange des Tieres. Den vorderen Abschnitt nennen wir von jetzt an kurz Körper des Embryo, da aus ihm die Organe des ausgebildeten Individuums hervorgehen, während der Schwanzanhang der freien Larve als Fortbewegungsorgan dient. Reichert (29) bezeichnet diesen hinteren Teil als Fortsatz des Körpers.

Dieser Körperfortsatz umwächst nun den vorderen Teil des Embryo, schließt sich eng an das Ectoderm des Körpers an und liegt oft in einer rings um den Körper verlaufenden Rinne, wodurch die Orientierung dieser Objekte sehr erschwert wird.

In den meisten Fällen beobachtete ich, daß der Anhang nur einmal um den Körper herum reichte, doch habe ich auch Individuen angetroffen, bei denen er $^5/_4$mal den vorderen Teil des Tieres umfaßte.

Im weiteren Entwicklungsgange nimmt der Rumpfabschnitt des Embryo eine längliche Form an, dies ist das Stadium kurz vor dem Ausschlüpfen. Nach der Zerreißung des Follikels, die nach SEELIGER (14) durch kräftige, rasch aufeinander folgende Kontraktionen des Körperfortsatzes hervorgerufen wird, streckt sich der Schwanzanhang und wir haben die freie Larve vor uns. Ich selbst hatte nicht Gelegenheit diesen Vorgang zu beobachten, da mir kein lebendes Material zur Verfügung stand.

Erwähnt wurde schon, daß der Schwanzanhang bei den einzelnen Embryonen nicht dieselbe Länge aufweist, was natürlich auch bei der freischwimmenden Larve zur Geltung kommt. Das Verhältnis der Länge des Körpers zu der des Schwanzanhanges konnte ich infolge mehrerer Messungen als $1 : 3^1/_2$ feststellen. Die Form des freien Ruderorgans bezeichnet man am besten als lanzettförmig.

Alles dieses sind Erscheinungen, die schon zur Genüge von früheren Forschern wie KOWALEVSKY, KUPFFER, SEELIGER usw. klar gelegt sind; daher beschränke ich mich auf diese einfache Beschreibung meiner Beobachtungen.

Über den anatomischen Bau des Larvenschwanzes der *Ciona intestinalis* kann ich folgendes angeben: Zu äußerst wird das Ruderorgan vom Cellulosemantel, der hier die Form eines Flossensaumes hat, umgeben. In der zentralen Achse des Schwanzanhanges liegt die Chorda, an deren Seiten, rechts und links, je ein Muskelband verläuft, während dorsal und ventral von dem Achsenstrange das Nervenrohr resp. der Entodermfortsatz sich finden. Eingeschlossen sind alle diese Organe von einem einschichtigen Ectoderm. In folgendem werde ich nun zur genaueren Untersuchung der einzelnen den Schwanzanhang ausmachenden Bestandteile schreiten.

Der Cellulosemantel.

Der Cellulosemantel besitzt eine lanzettförmige Gestalt. Er überzieht sowohl den Körper als auch den Schwanzanhang der Larve, und zwar gehen beide Mantelabschnitte fast immer kontinuierlich ineinander über. Dies wurde schon von Reichert (25) bei *Botryllus violaceus* festgestellt, während Milne Edwards (1) bei *Amarouque prolifère* eine tiefe Einkerbung an der Stelle des Überganges beobachtet hat. Nur äußerst selten konnte ich eine Einkerbung feststellen; war eine solche vorhanden, so trat sie jedoch nicht in dem Maße auf, wie Milne Edwards (1) dies gezeichnet hat.

Meine Fig. 43 stellt uns einen Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Ruderorgans dar, wodurch die Form der Cellulosehülle am besten vor Augen geführt wird. Die ausgezogenen Enden liegen an der Seite des Nervenrohres resp. des Entodermstreifens, während die den Muskelbändern anliegende Celluloseschicht nur sehr wenig entwickelt ist. Wir sehen in der homogenen Cellulosesubstanz große, bläschenförmige Zellen mit wandständigem Kern auftreten. Diese bläschenförmigen Zellen konnte ich auch an Totalpräparaten wahrnehmen; sie treten hier sehr deutlich hervor, da sie die Tinktionsmittel bedeutend intensiver aufnehmen als die Cellulosesubstanz. Auch konnte ich feststellen, wie dieses schon Seeliger (14) bei *Clavelina lepadiformis* beobachtete, daß die Zellen meist in den ausgezogenen Enden über dem Nervenrohr und dem Entoderm liegen; seitlich von den Muskelbändern sah ich nur selten derartige Zellenelemente liegen. Das Auftreten dieser bläschenförmigen Zellen im Cellulosemantel verneint Reichert (25), indem er sagt: »In der Substanz der Flosse kommen an keiner Stelle, auch nicht im Bereiche des Flossenanhanges, ganze Zellkörper oder Teile derselben vor.« Ob diese Zellen von Reichert übersehen sind, kann ich mit Bestimmtheit nicht feststellen, da mir kein Material von *Botryllus* zur Verfügung stand. Da jedoch an allen drei Arten, die ich untersuchte, solche Zellen im Cellulosemantel auftreten, und da die Arbeit Reicherts in vielen Punkten an Genauigkeit zu wünschen übrig läßt, so ist wohl anzunehmen, daß Reichert die fraglichen Zellen übersehen hat.

In der Cellulosesubstanz sieht man, vor allem am Schwanzende, eine feine Strahlung auftreten, die Reichert (25) sehr treffend mit den Strahlen der Schwanzflosse eines homocerken Fisches vergleicht. Genau wie Reichert (25) und Seeliger (14) diese Strahlung bei *Botryllus* resp. *Clavelina* und *Perophora* beobachtet haben, verläuft sie bei *Ciona intestinalis*.

Die mit *aov* bezeichneten, dem Cellulosemantel aufsitzenden Zellen stellen den Rest der Testazellen dar, deren Plasma netzförmig angeordnet ist, und deren Kerne oft sehr deutlich hervortreten. Diese meine Beobachtung findet, soweit mir bekannt, in der Literatur nur in den Angaben Oskar Hertwigs (28) eine Bestätigung. Er sagt: »Bei einer eben ausgeschlüpften Larve, an der der Schwanz noch erhalten ist, fällt es auf, daß die gelben Testazellen meist nur äußerst spärlich vertreten sind, und daß die noch vorhandenen den feinen hyalinen Saum, der das ganze Tier umgibt, stets äußerlich aufgelagert sind, indem sie gleichsam an ihm anzukleben scheinen. Bei mehreren Larven in diesem Stadium konnte ich nur zwei oder drei anhaftende Zellen finden. Erzeugt man bei Larven mit einer größeren Anzahl gelber Zellen (Testazellen) einen Strudel unter dem Deckglas, so gelingt es nicht selten einige der adhärenten Zellen hinwegzuschwemmen.« Wenn ich nun auch nicht dies von Hertwig angewandte Experiment gebraucht habe, so ist es mir doch möglich die Angaben dieses Autors zu bestätigen, da ich sowohl Individuen vorfand, die diese Testazellen besaßen und wieder solche, an denen ich keine derartigen Zellenelemente feststellen konnte. Bei letzteren Tieren werden die Testazellen sich wahrscheinlich bei den Ruderschlägen, infolge der Reibung mit dem Wasser, von dem Schwanzanhange gelöst haben.

Der Flossensaum dient wohl einzig und allein dazu, um der Larve eine bessere Fortbewegung zu ermöglichen, da durch das Auftreten dieses Gebildes das Ruderorgan eine größere Flächenausdehnung erhält, was natürlich bei seinen Schlägen von Wichtigkeit ist.

Das Ectoderm.

Betrachten wir zunächst das Ectoderm bei einem Individuum, das eine birnförmige Gestalt hat, bei dem also die erste Anlage des Schwanzanhanges zu beobachten ist. Fig. 36 stellt uns einen Längsschnitt, Fig. 37 einen Querschnitt durch das hintere Ende eines solchen Embryo dar. Das Ectoderm besteht aus einer einschichtigen Zellenlage, die dem Nervenrohr, den beiden Muskelbändern und dem zweireihigen Entodermfortsatz eng aufliegt. Diese Zellenschicht, die noch verhältnismäßig dick ist, besteht aus kubischen Zellen. Nach vorn geht das Ectoderm des birnförmigen Fortsatzes kontinuierlich in das des Körpers über (Fig. 36), dessen Zellen jedoch höher sind, gegen die also das ectodermale Hautepithel des Schwanzanhanges abgeflacht erscheint. Dieser Gegensatz zwischen dem Ectoderm des vorderen und dem des hinteren Körperabschnittes tritt noch in weit größerem Maße hervor, wenn der Schwanzanhang seine volle Ausbildung erreicht hat. Ein Blick auf Fig. 40 und Fig. 42 und 43 zeigt uns am deutlichsten diese Unterschiede. Das Ectoderm der Körperregion läßt noch ein typisches Epithel von kubischen Zellen erkennen (Fig. 40), während das Ectoderm des Schwanzanhanges ein Plattenepithel darstellt, in welchem man deutliche Kerne wahrnehmen kann. Das Ectoderm ist mithin im Laufe der Entwicklung im Fortbewegungsorgan stark abgeflacht, und zwar bemerkt man, wie Seeliger (14) schon bei *Clavelina* beobachtete, daß die Zellen in dem dem Nervenrohr und dem dem Entodermfortsatz anliegenden Teil höher sind, wie die Zellen des ectodermalen Abschnittes, die den Muskelsträngen angrenzen. Dies dürfte wohl auf den Druck zurückzuführen sein, dem letztgenannter Abschnitt des Ectoderms im Follikel ausgesetzt ist.

Wie schon oben erwähnt, schließt sich das Ectoderm bei jungen Stadien eng an Nervenrohr, Muskelplatten und Entodermfortsatz; dies ist auch noch beim vollständig ausgebildeten Anhang der Fall, nur ist ein kleiner Zwischenraum zwischen Nervenrohr und Ectoderm bzw. Entoderm und Ectoderm zu erkennen, der dadurch entsteht, daß die Muskelzellen sich sehr stark entwickeln, während das Nervenrohr sich infolge des Längenwachstums des Schwanzes verdünnt, und die Zellen des Entoderms sich sogar, wie wir später sehen werden, aus ihrem Zusammenhang loslösen und zu amöbenartigen Gebilden werden. Diese langgestreckten, durch den ganzen Schwanzanhang ziehenden Lückenräume stehen mit der primären Leibeshöhle in Verbindung und dienen als Blutbahnen. Die hier und da an Querschnitten zu beobachtenden Spalten zwischen Ectoderm und Muskelsträngen sind Kunstprodukte, die durch Einwirkungen der Konservierungsflüssigkeit entstanden sind. Fig. 44 weist z. B. diese Spalträume nicht auf, es liegt vielmehr das Ectoderm den Muskelzellen eng an. Bei *Clavelina* hat Seeliger (14) dasselbe beobachtet, er äußert darüber: »Das ectodermale Hautepithel zieht sich zu einem äußerst feinen Plattenepithel aus, das im lebenden Objekt der Muskelschicht ziemlich dicht anliegt, über dem Nervenrohr und der entodermalen Zellreihe aber, die nicht die Höhe der Muskelzellen erreichen, einen kleinen Spalt freiläßt, der nach vorn zu in die primäre Leibeshöhle des Tieres übergeht. An konserviertem Material wurden diese Spaltenräume weiter, und an Querschnitten erscheint das Hautepithel allseitig mehr oder minder weit abgehoben.

Nach vorn geht das ectodermale Hautepithel des Ruderorgans in das des Körpers über; hinten bildet es den Abschluß der Chorda, indem es die Spitze derselben mit einer kalottenförmigen Zelle umgibt.

Das Entoderm.

Schon Kowalevsky (9) beobachtete, daß das Entoderm des Körpers in den Schwanzanhang hineinreicht. Diese Ansicht wurde schon des öftern bestätigt, und auch ich kann mich auf Grund meiner Untersuchungen dieser Tatsache anschließen.

Die Entodermzellen des Ruderorgans liegen in zwei Reihen nebeneinander und stellen einen durch die ganze Länge des Bewegungsorgans ziehenden Streifen dar. Dieser liegt an der ventralen Seite, ist vom Ectoderm, den ventralen Zellen der Muskelbänder und der Chorda begrenzt und steht bei jungen Stadien mit dem Entoderm des Körpers in Verbindung, was leicht bei Verfolgung einer Querschnittserie festgestellt werden kann. Dieser Zusammenhang schwindet später, indem sich das Entoderm des Rumpfes beim Eintritt in den Schwanzanhang an dieser Stelle abschnürt.

Sobald der Embryo die Eihülle gesprengt hat und zur freien Larve geworden ist, bemerken wir die schon von Kowalevsky (9) beschriebene Umbildung der Entodermzellen. Es lösen sich nämlich die Zellen aus ihrem Zusammenhange los, runden sich ab und nehmen eine amöbenartige Gestalt an, so daß sie den freien Mesodermzellen des Larvenkörpers gleichen. Man könnte sagen, daß aus dem Entodermstreifen durch Umbildung der einzelnen Zellenelemente ein Mesodermstreifen wird.

Diese frei gewordenen Zellen zeigen meist eine birnförmige Gestalt; am einen Ende sind sie zugespitzt, am andern erweitert. Der Kern liegt in dem breiten Teil der Zelle, ist verhältnismäßig groß und besitzt einen deutlichen Nucleolus (Fig. 42). Die Zellen selbst bestehen aus einem feinkörnigen Protoplasma.

Kowalevsky (9) beschreibt, daß bei der freischwimmenden Larve die umgewandelten Entodermzellen des Schwanzanhanges nacheinander aus dem Ruderorgan in den hinteren Abschnitt des Rumpfes wandern und dort in Blutkörperchen übergehen. Wenn Kowalevsky einen gelinden Druck auf die freischwimmende Larve ausübte, bemerkte er, wie die im hinteren Körperabschnitt angesammelten Zellen in den Schwanzanhang zurückgingen. Dieses wollte mir zwar nicht gelingen, doch nehme ich an, daß Kowalevsky dieses Experiment an lebendem Material ausgeführt hat und daß, wie wohl leicht begreiflich, bei konservierten Individuen ein derartiger Versuch nicht gelingt. Durch einen Vergleich älterer Larven mit jüngeren kann ich jedoch die Angaben Kowalevskys bestätigen. Bei einer älteren Larve bemerkte ich nämlich im hinteren Körperabschnitt eine bedeutend größere Anzahl von amöbenartig gestalteten Zellen, wie bei jüngeren. Auch konnte ich feststellen, daß bei älteren Larven die Entodermzellen des Bewegungsorgans viel spärlicher waren und nicht mehr so regelmäßig gelagert erschienen, wie es bei jüngeren Stadien der Fall war. Sahen wir, daß bei jungen Individuen die Entodermzellen einen ununterbrochenen Zellstreifen von zwei nebeneinander liegenden Zellen repräsentierten, so müssen wir bei der freien Larve die Wahrnehmung machen, daß dieser Zusammenhang vollends aufgehoben ist. Am besten beobachtet man dies auf Querschnitten. So zeigt die Fig. 42 drei umgebildete Entodermzellen nebeneinander, die Fig. 44 nur eine, während an der Fig. 43 an der Stelle, die im jugendlichen Stadium von den Entodermzellen eingenommen war, überhaupt keine Zellen zu beobachten sind; es müssen mithin die Entodermzellen in Wanderung begriffen sein. Hierfür spricht wohl auch die Umwandlung der Entodermzellen in solche mit amöboider Gestalt, welche Form sie wohl annehmen, um nach Art einer Amöbe sich vorwärts zu bewegen und vom Schwanzanhang in den hinteren Körperabschnitt übersiedeln zu können.

Das Nervenrohr.

Die Entstehung und Bildung des Nervenrohres habe ich ausführlich im ersten Teil meiner Arbeit behandelt, daher will ich jetzt gleich zur Beschreibung des Nervensystems der freischwimmenden Larve schreiten. Bei Betrachtung einer geschwänzten Larve fällt auf, daß das Nervensystem aus drei Abschnitten zusammengesetzt ist. Der vordere Abschnitt entwickelt zunächst die Sinnesblase, aus deren vorderem Teil bei älteren Larven die Flimmergrube entsteht. In der Verlängerung der Sinnesblase nach hinten zu finden wir das Rumpfganglion und das Nervenrohr. Die beiden ersten Teile (Sinnesblase mit Flimmergrube und Rumpfganglion) liegen in der dorsalen Seite des Körpers, während das Nervenrohr den Raum einnimmt, der zwischen der Chorda, den beiden dorsalen Muskelzellreihen und dem ectodermalen Plattenepithel bis zum Ende des Schwanzanhanges zieht. Der Schwanzabschnitt ist um 90° gedreht, so daß er dorsal links zu liegen kommt. Die Sinnesblase setzt sich in das ziemlich umfangreiche Rumpfganglion fort, das mehrschichtig ist (Fig. 40) und kontinuierlich in das Nervenrohr übergeht.

Bei jungen Individuen stellt das hintere Nervenrohr eine einschichtige Röhre mit deutlichem Lumen dar. Die Zahl der diese

Röhre bildenden Zellen ist ziemlich konstant. Meist treten im Querschnitt vier Nervenzellen auf (Fig. 13), doch konnte ich im vorderen Ende oft sechs solcher Zellenelemente beobachten (Fig. 11).

Im Laufe der Entwicklung bildet sich jedoch, wie schon oben erwähnt, das Rumpfganglion aus, indem eine Vermehrung der Nervenzellen eintritt. Fig. 40 und Fig. 41 zeigen uns Querschnitte durch den dorsalen Teil des hinteren Körperabschnittes einer freischwimmenden Larve; es geht die Fig. 40 durch die Mitte des Rumpfganglions, die Fig. 41 durch das Ende desselben kurz vor dem Übergang in das Nervenrohr. Recht deutlich tritt die Mehrschichtigkeit des Rumpfganglions hervor. Die Anlage besteht aus mehrfach dicht übereinander liegenden Nervenzellen, die einen großen Kern mit starkem Nucleolus besitzen. Die Decke des Rumpfganglions ist immer einschichtig und wird von vier nebeneinander liegenden Zellen gebildet. Auf der ganzen Serie ließ sich ein ziemlich großes Lumen wahrnehmen, das bald rund bald etwas schlitzförmig erschien und eine Fortsetzung des Nervenrohres darstellt. Die Anzahl der Zellen des Rumpfganglions nehmen nach dem Körperende zu ab, bis schließlich das Ganglion nur noch einschichtig ist und ohne scharfe Grenze in die Ventralwand des hinteren Nervenrohres übergeht. Ein Querschnitt durch diese Körperregion ist in Fig. 41 wiedergegeben. Das Dach wird auch hier noch von vier abgeflachten Zellen gebildet, während die Basis nicht mehr vielschichtig ist, sondern ebenfalls aus vier Zellen besteht, die aber bedeutend höher sind als die Dachzellen. Verfolgen wir nun die Schnittserie weiter, so sehen wir, daß dieser Schnitt das Ende des Rumpfganglions repräsentiert, und daß die Zahl der Nervenzellen immer mehr abnimmt, bis schließlich die Zahl vier erreicht ist; es geht also, wie erwähnt, das Rumpfganglion allmählich in das Nervenrohr des Schwanzanhanges über.

Fast durch die ganze Länge des Ruderorgans kann man im Nervenrohr ein Lumen wahrnehmen, das jedoch hinten bedeutend feiner ist, wie das im Bereich des Rumpfganglions. Auch kann man beobachten, daß das Lumen um so feiner wird, je näher man dem Schwanzende kommt, bis es schließlich überhaupt nicht mehr wahrzunehmen ist. Es keilen sich die Nervenzellen im äußersten Schwanzende so ineinander ein, daß das Lumen vollständig verdrängt wird.

Die Muskulatur.

Das erste Auftreten von Muskelzellen läßt sich schon bei Embryonen konstatieren, deren hinteres Ende sich eben birnförmig ausznziehen beginnt. Fig. 36 stellt uns einen Längsschnitt durch die hintere Körperregion eines solchen Stadiums dar. Jederseits der mehrschichtigen Chorda liegen ungefähr acht kubische Zellen, die dank ihrer intensiven Färbung deutlich hervortreten. Dieses eigentümliche Verhalten zum Farbstoff wird durch das Schwinden der Dotterschollen bedingt, welche die Zellen im Laufe ihrer Entwicklung als Nährstoffe verwandt haben. Die Zellen sind plasmareicher geworden und färben sich daher stärker als die Zellen des Ectoderms, des Entoderms und der Chorda, die fast noch prall mit Dotterkörperchen angefüllt sind. Vor allem in der Umgebung der Kerne dieser die Chorda umgebenden Zellen sieht man keine Dotterschollen mehr, und nur noch vereinzelt am Rande der Zellen treten diese auf. Diese Zellen repräsentieren die späteren Muskelzellen des Schwanzanhanges. Am Grunde der Chorda zwischen den beiden letzten Muskelzellen erblickt man vier Zellen, die uns das Ende des Nervenrohres darstellen; diese vier Zellen lassen jedoch kein Lumen mehr zwischen sich frei.

Betrachten wir einen durch eben besprochenes Stadium gelegten Querschnitt (Fig. 50), so sehen wir, daß jederseits der Chorda drei Muskelzellen liegen, die dorsal an das Nervenrohr stoßen, ventral mit dem Entodermfortsatz in Berührung treten, während außen das Ectoderm diesen Zellen eng aufliegt.

Aus diesem eben beschriebenen birnförmigen Embryo bildet sich nun durch Wachstum des hinteren Körperabschnittes die geschwänzte Larve. Über die Entstehung des Ruderorgans schreibt SEELIGER (14): »Das Längenwachstum des Schwanzteiles dürfte nur durch eine Streckung sämtlicher Hinterleibszellen zustande kommen, bis endlich der plumpe zweite Leibesabschnitt (Fig. 34) in das langgestreckte schmale Ruderorgan umgewandelt ist.« Diesen Ausführungen SEELIGERS kann ich mich voll und ganz anschließen. Wie ich schon oben erwähnte, liegen bei einem Embryo von birnförmiger Gestalt an jeder Seite der Chorda ungefähr acht Muskelzellen (Fig. 36). Diese Zahl fand ich bei einer freischwimmenden Larve im Schwanzanhang wieder. Ich skizzierte nämlich eine Querschnittserie des ganzen Schwanzanhanges und konnte ebenfalls nur acht langgestreckte Muskelzellen feststellen, indem ich die Kerne, die in einem Muskelstrange hintereinander liegen, zählte. Auf Längsschnitten war dies nicht möglich festzustellen, da ich nicht genügend ausgestreckte Larven vorfand. Auch Totalpräparate von freischwimmenden Larven, die mit Methylenblau gefärbt waren und in Glycerin betrachtet wurden, ließen die

Zellgrenzen der Muskelzellen und vor allem die Kerne so deutlich hervortreten, daß man die Zahl derselben mit Leichtigkeit bestimmen konnte. Die Muskelzellen nehmen also in dem Maße an Länge zu, wie der hintere Teil des Körpers sich streckt, bis sie schließlich eine lange, spindelförmige Gestalt angenommen haben. Hierdurch findet also die Angabe Seeligers, daß das Ruderorgan sich durch Streckung sämtlicher Zellen des hinteren Körperabschnittes bildet, eine Bestätigung.

Eine Betrachtung der Fig. 36, 38 und 46 zeigt uns auch die verschiedenen Formen der Muskelzellen auf den verschiedenen Entwicklungsstufen. Fig. 36 stellt uns ein Stadium dar, auf welchem der Schwanzanhang auszuwachsen beginnt; wir sehen, daß hier die Muskelzellen noch dicker wie lang sind. Bei einem etwas weiter entwickelten Stadium (Fig. 38) hat die Länge der Zellen jedoch bedeutend zugenommen, bis schließlich im ausgebildeten Schwanz jede Muskelzelle eine langgestreckte Spindel darstellt (Fig. 46).

Bei der freischwimmenden, ausgebildeten Larve finden wir also langgestreckte, sechseckige, spindelförmige Muskelzellen vor (Fig. 46), die sich ineinander keilen. Jederseits der Chorda liegen im mittleren Teile des Schwanzanhanges drei solcher Zellen nebeneinander (Fig. 43), jedoch beobachtete ich, daß die Muskelzellen nach den beiden Enden der Chorda zu an Zahl abnehmen (Fig. 42 und Fig. 44), bis schließlich die Chorda überhaupt nicht mehr von Muskelzellen umgeben ist (Fig. 45). Im Schwanzende wird die Chorda dann vom Ectoderm abgeschlossen, während im Körperabschnitt das Chordaende nur von der Chordascheide umgeben ist. Hier will ich nicht unerwähnt lassen, daß die Abnahme der Muskelzellen rechts und links der Chorda nicht immer gleichmäßig vor sich geht. Ich stieß auf Individuen, bei denen ich auf Querschnitten an der einen Seite zwei, auf der andern Seite drei Muskelzellen konstatieren mußte. Dieses kommt jedoch selten vor, denn meistens sieht man auf beiden Seiten der Chorda gleichzeitig den Fortfall einer Muskelzelle, und zwar schwindet immer zuerst die mittlere. Diese Abnahme der die Chorda umgebenden Muskelzellen beginnt vorn in den meisten Fällen neben dem Teil der Chorda, der in den Rumpfabschnitt des Tieres hineinragt, doch kann man auch hier und da im freien Schwanzende in unmittelbarer Nähe des Körpers nur zwei seitliche Muskelzellen beobachten.

Was den histologischen Bau dieser spindelförmigen Muskelzellen anbetrifft, so haben wir es mit plasmareichen, quergestreiften Elementen zu tun. Das Plasma zieht in Strängen durch die Zellen und bildet dadurch ein deutliches Netzwerk (Fig. 43). Die scharf konturierten runden Kerne liegen in der Mitte der Zellkörper und besitzen oft eine auffallende Größe. Sie zeigen deutlich die Struktur ruhender Kerne und einen großen, stark hervortretenden Nucleolus. Charakteristisch für die Muskelzellen ist das Auftreten von Fibrillen an der Peripherie des Muskelbandes.

Über den Bau und den Verlauf der Fibrillen finden wir in der Literatur die verschiedensten Angaben. Der erste, der diese Muskelelemente beobachtete, ist KUPFFER (11), doch läßt er sich über den feineren Bau nicht näher aus, sondern macht nur die Mitteilung, daß die Fibrillen im Moment des Todes bestimmter hervortreten.

REICHERT (25) kann bei *Botryllus violaceus* keine Fibrillen konstatieren; er schreibt vielmehr dem Protoplasma die kontraktilen Eigenschaften dieser Zellenelemente zu.

Über die Ansichten SEELIGERS (14) und VAN BENEDENS und JULINS (26) habe ich schon oben Bericht erstattet. Die Angaben gehen insofern auseinander, als SEELIGER bei jungen, freischwimmenden Larven an den Seiten, mit welchen die drei Muskelzellen zusammenstoßen, keine Fibrillen beobachtet hat, während VAN BENEDEN und JULIN solche feststellen mußten.

Bei *Appendicularia flabellum* konnte RETZIUS (29) die Fibrillen, die der Längsachse des Schwanzanhanges parallel angeordnet sind, aus zwei nebeneinander liegenden Fibrillen zusammengesetzt nachweisen, da er in der Längsrichtung der Fäserchen eine helle Linie wahrnahm.

Der Angabe VAN BENEDENS und JULINS, daß jede Muskelzelle in ihrem ganzen Umkreis Fibrillen besitzt, kann ich nicht beistimmen, ich muß mich vielmehr der Ansicht SEELIGERS (14) anschließen, daß an den Seiten der drei Muskelzellen, wo diese zusammenstoßen, die Fibrillen fehlen. Ein Querschnitt durch den Schwanzanhang, wie er in Fig. 43 dargestellt ist, zeigt am deutlichsten die Anordnung der Fibrillen. Wir sehen, daß die Muskelzellen an den der Chorda und den dem Ectoderm zugewandten Flächen, wie auch an den dem Nervenrohr und dem Entoderm anliegenden Seiten Fibrillen ausgeschieden haben. Es besitzt also das Muskelband im ganzen Umkreis Fibrillen, nur die Zwischenwände desselben sind von solchen Gebilden frei.

Meine Fig. 46 zeigt uns ein Stück des caudalen Abschnittes und soll den Verlauf der Muskelfibrillen klarlegen. Der rechts von der Linie *ab* dargestellte Teil führt uns die Richtung der Fibrillen bei hoher Einstellung vor Augen, es sind also dies die Fibrillen der Muskelzellenflächen, die dem Ectoderm anliegen. Die Fibrillen laufen, wie es SEELIGER (14) schon bei *Clavelina lepadiformis* beobachtete, parallel der Zellgrenze, nicht genau in der Längsrichtung der Zellen, wie es bei den kontraktilen Elementen der Appendicularien der Fall ist. Die der Chorda anliegenden Fibrillen, die wir bei tiefer Einstellung sehen, stellt uns der linke Abschnitt der Zeichnung dar, und zwar kreuzen diese Fibrillen diejenigen der äußeren Schicht.

Es gelang mir nicht bei den Fibrillen (Fig. 47) die Zusammensetzung aus zwei Streifen zu erkennen. Dies möchte ich jedoch auf die Feinheit der Fibrillen zurückführen, denn bei *Clavelina lepadiformis* wie auch bei *Molgula nana*, bei denen die Fibrillen stärker entwickelt sind, fand ich, wie ich hier voraussendend bemerken will, in der Längsrichtung der Fibrillen (Fig. 58 und 72) einen feinen, hellen Achsenstreifen, der schon von RETZIUS bei *Appendicularia flabellum* beobachtet wurde. Es läge kein Grund vor, bei *Ciona intestinalis* etwas andres anzunehmen, nur reichten meine optischen Hilfsmittel nicht aus, diese Zusammensetzung der Fibrillen wahrzunehmen.

Über das erste Auftreten der Fibrillen an den spindelförmigen Muskelzellen vermag SEELIGER (14) nichts Genaues anzugeben. Er beobachtete zuweilen bei verhältnismäßig jungen Individuen schon Kontraktionen des Ruderorgans, während dies bei manchen älteren Larven nicht zu konstatieren war. Dies läßt wohl darauf schließen, daß die Ausscheidung der Fibrillen von seiten der Muskelzellen bei den einzelnen Individuen während verschiedener Entwicklungsstadien erfolgt. Auch ich beobachtete eine große Variabilität in bezug auf den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Fibrillen. Konstant traten Fibrillen erst dann auf, wenn der Schwanzanhang vollständig ausgebildet war.

Die Chorda.

Im ersten Teil meiner Arbeit erwähnte ich schon, daß die Chorda entodermalen Ursprungs ist. Sie zeigt bei einem birnförmigen Embryo eine längsgestreckte Gestalt (Fig. 36) und ist zunächst zweireihig. Die Zellen sind ineinander gekeilt, sehr dotterreich und besitzen einen deutlichen Kern, der meist an dem zugespitzten inneren Ende einer jeden Chordazelle liegt; die vorderste und hinterste Chordazelle bilden einen kalottenförmigen Abschluß.

Die Zellen dieses zweireihigen Stranges schieben sich beim

Längenwachstum des Schwanzes ineinander, bis sie schließlich eine Zellenreihe darstellen, deren Elemente geldrollenartig angeordnet sind (Fig. 38). Unter Berücksichtigung der Fig. 39, die einen Querschnitt durch eben erwähntes Stadium repräsentiert, läßt sich feststellen, daß die Chordazellen eine scheibenförmige Gestalt und geringe Dicke besitzen, und daß die Kerne in der Mitte liegen. Im Laufe der Entwicklung wird jedoch infolge der Längsstreckung des Schwanzanhanges aus der flachen Zelle eine langgestreckte, zylinderförmige, die meistens so lang ist, wie der Durchmesser der Scheibe (Fig. 48).

Ebenso wie wir bei der Längsstreckung der Muskelzellen des Schwanzanhanges keine Vermehrung der Zellen beobachten konnten, sehen wir dies auch bei den Chordaelementen. Zunächst liegen sie in zwei Reihen, dann werden sie einreihig, und schließlich nehmen die scheibenförmigen Zellen langgestreckte, zylindrische Form an. Diese Umwandlung erfolgt nur aus dem Grunde, weil die Chorda infolge des Längenwachstums des Schwanzanhanges einen größeren Raum einnehmen muß. Dieselbe Ansicht vertritt SEELIGER (14), indem er sagt: »Wenn im weiteren Wachstum der Schwanz sich in die Länge zieht, verlieren die einzelnen Chordazellen um ein Bedeutendes an ihrem Umfang, gewinnen aber an Dicke (Fig. 37). In diesem Sinne schreitet ihre Formveränderung weiter vor (Fig. 41 und 42), bis sie endlich ebenso breit als hoch erscheinen, ja schließlich sogar die Dicke der Scheibe ihren Durchmesser übertrifft (Fig. 45). Auf diese Weise erklärt es sich, daß eine Längsstreckung des Schwanzanhanges möglich wird, ohne daß gleichzeitig die Zahl derselben um ein Merkliches vergrößert würde.«

Sobald die Streckung des Schwanzanhanges abgeschlossen ist, beginnt auch die Bildung der eigentlichen Chordasubstanz, die KOWALEVSKY (4) als »Skelett des Schwanzes« bezeichnet. An den Zellgrenzen, mit denen die zylinderförmigen Zellen zusammenstoßen, bemerken wir ein Auseinderweichen der Zellgrenzen, und es entstehen Vacuolen, die mit einer wasserhellen Substanz angefüllt sind. Zunächst stellen diese Vacuolen einen feinen Schlitz dar, der allmählich umfangreicher wird und eine halbmondförmige Gestalt annimmt (Fig. 48). Genau erkennt man in dem feinkörnigen Protoplasma noch die Kerne.

Die Umbildung des Plasmas schreitet nun immer weiter vorwärts, bis die Vacuolen so an Umfang zugenommen haben, daß sie ineinander überfließen (Fig. 49). Auf dem optischen Längsschnitt erscheint nun das Plasma wie eine Wellenlinie, die an Höhe immer mehr abnimmt (Fig. 50). Schließlich wird das Plasma vollständig wandständig, doch sind immer noch die Kerne deutlich zu erkennen.

Am besten sieht man diese Wandständigkeit des Plasma auf Querschnitten. Fig. 44 zeigt uns nur eine ganz dünne Plasmaschicht, in der ein großer Kern liegt. Von dem Plasma ziehen noch einige feine Plasmastränge durch die gallertartige Chorda, die auch mit der Zeit verloren gehen; dann stellt die Chorda einen durch und durch homogenen Zylinder dar, der von einer feinkörnigen Protoplasmaschicht umgeben ist. Der Behauptung METSCHNIKOFFS (5), daß hier die Kerne fehlen, kann ich mich nicht anschließen. Ich fand überall in dem peripheren Plasma Kerne, so daß wohl die Annahme gerechtfertigt erscheint, daß die diesem Forscher zur Verfügung stehenden Objekte infolge einer ungünstigen Konservierungsmethode nicht alle histologischen Details erkennen ließen. Diese von dem ursprünglichen Chordazellstrange zurückbleibende Plasmaschicht bildet die Chordascheide.

Die Vacuolen entstehen zuerst im mittleren Teile des Schwanzanhanges und schreiten von da nach vorn und hinten fort. So kommt es vor, daß in der Mitte die homogene Chorda schon vollständig ausgebildet ist, während an den beiden Enden die Vacuolen sich noch nicht miteinander vereinigt haben. An der Bildung des homogenen Stranges nehmen alle Zellen teil, mit Ausnahme der beiden Endzellen. Diese bleiben zeit ihres Lebens bestehen; ihr Plasma ist faserig und bildet ein Netzwerk (Fig. 40 und 45).

Schon bei der Besprechung der Muskulatur hob ich hervor, daß die Muskelzellen nicht ganz bis an die beiden Enden der Chorda reichen, diese also nicht umgreifen können. Das im Körper liegende freie Chordaende ist nur von der Chordascheide umgeben, während die äußerste Spitze der Chorda im Schwanzende vom Ectoderm abgeschlossen wird.

Das vordere Ende der Chorda reicht ziemlich weit nach vorn bis in die Region des Darmes, so daß wir auf einem Querschnitt durch den hinteren Körperabschnitt die Chorda und den Darm treffen müssen (Fig. 40 und 41).

Diese von mir beobachtete Bildung der Chorda bei *Ciona intestinalis* stimmt mit den Untersuchungen KOWALEVSKYS (4) und SEELIGERS (14) vollständig überein. (SEELIGER konnte bei *Clavelina* das Zusammenfließen der Vacuolen zu einem kontinuierlichen, homogenen Achsenzylinder in keinem Falle beobachten, wohl aber bei *Perophora Listeri*, bei der die Entwicklung der Chorda weiter vorschreitet und im Endstadium eine homogene Masse, den axialen Teil des Ruderorgans einnimmt.) Diese beiden Autoren sprechen auch von einem zuerst zweischichtigen Chordastrang, der einschichtig wird und dann im axialen Teil durch Verschmelzung der immer größer werdenden Vacuolen die homogene Chorda bildet, die von dem wandständigen Protoplasma, der Chordascheide, umgeben ist. KOWALEVSKY (4) sagt wörtlich: »Das Plasma der Zellen wird ganz an die Peripherie gedrückt und stellt die Scheide dar, die schließlich aus einer Reihe von Kernen und einer unbedeutenden Menge Protoplasma besteht.«

Hiermit habe ich die Besprechung der den Schwanzanhang der *Ciona intestinalis* aufbauenden Organe beendet und wende mich nun zu *Clavelina lepadiformis*, um auch hier die Verhältnisse zu schildern und gleichzeitig die Ruderorgane dieser beiden Individuen miteinander zu vergleichen.

2. Clavelina lepadiformis.

(Taf. IV, Fig. 51—58.)

Schon SEELIGER (14) hat im Jahre 1884 in seiner Arbeit »Die Entwicklungsgeschichte der sozialen Ascidien« eine ausführliche Schilderung des Schwanzanhanges der *Clavelina lepadiformis* veröffentlicht. Da jedoch seitdem Arbeiten erschienen, die in einigen Punkten nicht mit den Resultaten SEELIGERS übereinstimmen, so hielt ich es für angebracht, auch diese Form noch einmal einer Untersuchung zu unterziehen. Da nun meine Ergebnisse sich vollständig mit denen SEELIGERS decken, so werde ich in nachfolgender Beschreibung der einzelnen Organe des Schwanzanhanges auf einige Zeichnungen SEELIGERS hinweisen, deren nochmalige Aufzeichnung nur eine Wiederholung bedeuten würde.

Der Schwanzanhang der *Clavelina lepadiformis* entwickelt sich genau so wie das Ruderorgan der *Ciona intestinalis.* Das hintere Ende des Embryo, der während der Schließung des Blastoporus eine Eiform angenommen hat, verjüngt sich allmählich, und das jugendliche Individuum erhält die bekannte typische birnförmige Gestalt. Jetzt beginnt das zugespitzte Ende in die Länge zu wachsen und legt sich, da die Eihülle eine Streckung in der Richtung der Längsachse verhindert, um den Körper herum. Der so entstandene Schwanzanhang reicht wie bei *Ciona intestinalis* oft mehr als einmal um den abgerundeten Körper und liegt nicht selten in einer rings um den Körper verlaufenden Rinne. Hat der Schwanzanhang seine volle Ausbildung erreicht, so sprengt er den Follikel, und der Embryo wird zur freien Larve. Die Länge des Schwanzanhanges ist bei den einzelnen Larven ziemlich unterschiedlich, und kann ich mich der Beobachtung Seeligers (14) anschließen, wenn er sagt: »Der Schwanzanhang übertrifft den Vorderkörper um das zwei- bis dreifache an Länge.«

Die Organe, die wir bei *Ciona intestinalis* im Schwanzanhange vorfanden, treten uns ebenso bei *Clavelina lepadiformis* entgegen. Zum Zwecke der besseren Bewegung tritt auch hier der schon bei *Ciona intestinalis* beobachtete Flossensaum auf, der in den Cellulosemantel des Körperabschnittes übergeht.

Der Cellulosemantel.

Der Cellulosemantel des Ruderschwanzes stellt einen Flossensaum dar, der am äußersten Ende die Form einer Lanzettspitze hat, nach vorn aber sich verdickt und in den Cellulosemantel des Körpers übergeht. An der Übergangsstelle sehen wir immer eine kleine Einkerbung, die ja auch bei *Ciona intestinalis* hier und da bemerkt wurde, doch konnten beide Abschnitte auch ganz allmählich ineinander übergehen, was bei *Clavelina lepadiformis* nie der Fall ist.

An einem Querschnitt durch den mittleren Teil des Schwanzanhanges läßt sich am besten seine Form beobachten (siehe Seeliger [14] Taf. V, Fig. 52). Den Flossensaum schildert Seeliger (14) folgendermaßen: »Der Cellulosemantel bildet sich nicht nach allen Richtungen hin gleichmäßig, und so kommt es zur Ausbildung eines seitlich komprimierten, in der Medianebene langgestreckten Ruderorgans.«

»Das Auftreten der Hautepithelzellen zur Bildung des Mantels erfolgt nicht auf der ganzen Oberfläche des Schwanzes in gleicher Weise. In der Medianebene ist es außerordentlich bedeutend, in der Region der seitlichen Muskelbänder nur sehr spärlich.«

Diese Mitteilung Seeligers (14) muß ich bestätigen, denn sowohl an Schnitt- als auch an Totalpräparaten konnte ich die Form des Flossensaumes, wie auch die Anordnung seiner zelligen Elemente feststellen, genau so, wie Seeliger dieses schildert. Die aus dem Mesoderm ausgewanderten Zellen erschienen, wie bei *Ciona intestinalis*, bläschenförmig und mit homogenem Plasma erfüllt. Der Kern der Zelle tritt stark hervor und ist immer wandständig.

Die von Oskar Hertwig (28) beobachteten Testazellen, die noch vereinzelt dem Cellulosemantel anhaften, finden wir auch bei *Clavelina lepadiformis*. Sie zeigen denselben Bau, wie ich es schon bei

Ciona intestinalis hervorhob. Diese Zellenelemente sind jedoch nicht bei jeder freischwimmenden Larve wahrzunehmen, da sie sich schon bald nach der Sprengung des Follikels infolge mechanischer Einflüsse vom Cellulosemantel loslösen.

In der homogenen Masse des Flossensaumes sieht man vor allem am hinteren Ende eine sich stärker als die Cellulosesubstanz färbende Streifung auftreten, die Seeliger (14) in seiner Fig. 49, Taf. V, wiedergibt. Diese Streifung bemerkt man fast ausschließlich im letzten Viertel des Schwanzanhanges. Was könnte man nun als Grund dieser eigenartigen Bildung anführen?

Ich glaube, daß das Auftreten dieser Strahlen nur dazu dient, um dem Ende des Flossensaumes, das weit über das Ende des ectodermalen Hautepithels hinausreicht, eine gewisse Festigkeit und Widerstandsfähigkeit zu geben. Der mittlere und vordere Teil des Lokomotionsorgans erfahren durch die in der Achse liegenden Organe einen genügenden Halt, während das äußere Ende des Schwanzanhanges einer solchen axialen Stütze ganz entbehrt, und diese wird durch das Auftreten der Streifung ersetzt. Erklärlich ist es auch, daß die Strahlung bereits im hinteren Bereich der axial gelegenen Organe auftritt. Das äußerste Ende dieser Achse läuft nämlich spitz zu und ist mithin nicht mehr so widerstandsfähig wie der mittlere Teil. Dieses über das Auftreten der Streifung Gesagte gilt natürlich auch von *Ciona intestinalis*, bei der wir ja die gleichen Gebilde vorfanden.

Über die Entstehung der Strahlen läßt sich Seeliger (14) folgendermaßen aus: »Was nun den Ursprung der Streifung anbelangt, so kann ich nur Reichert (25) beistimmen, wenn er sagt, daß die Regelmäßigkeit und Beständigkeit der Erscheinung unzweifelhaft beweise, daß von einer zufälligen Faltenbildung in der Flosse nicht die Rede sein könne. Auch mir scheinen die Bilder auf eine strahlenartige Anordnung einer Substanz hinzuweisen, die sich entweder chemisch oder vielleicht auch nur durch eine festere Konsistenz von der übrigen Cellulosesubstanz des Mantels unterscheidet.« Ist das letztere der Fall, so wäre meine Annahme, daß die Streifung zur Festigung des Flossensaumes dient, voll und ganz gerechfertigt, da durch eine festere Konsistenz der Cellulosemasse dem Flossensaum auch eine bedeutende Widerstandsfähigkeit verliehen wird.

Das Ectoderm.

Was ich bei der Beschreibung des Ectoderms der *Ciona intestinalis* gesagt habe, trifft ebenso bei *Clavelina lepadiformis* zu. Bei jugendlichen Individuen ist das Ectoderm ungefähr kubisch (Fig. 51). Beginnt nun die Bildung des Schwanzanhanges, so werden die Zellen immer flacher (Fig. 53), bis sie schließlich beim ausgebildeten Ruderorgan ein Plattenepithel darstellen, das aber an der dorsalen und ventralen Seite eine größere Dicke aufweist (Fig. 56).

Auch die Ectodermzellen des Körperabschnittes, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem ectodermalen Plattenepithel des Schwanzanhanges stehen, erleiden infolge des Wachstums des Embryo eine Abflachung, jedoch nur in geringem Maße, so daß diese Zellen ihre kubische Form bewahren (Fig. 55). Das Ectoderm des Schwanzanhanges liegt bei jungen Tieren dem Nervenrohr, dem Entodermfortsatz und den beiden Muskelbändern dicht auf (Fig. 52). Bei der ausgebildeten Larve bemerkt man jedoch, daß die Muskelzellen das Nervenrohr und den Entodermfortsatz an Dicke bedeutend übertreffen, wodurch Hohlräume über dem Nervenrohr und dem Entoderm zurückbleiben, die mit der primären Leibeshöhle in Kommunikation stehen. Diese beiden Spalten ziehen sich durch den ganzen Schwanzanhang hindurch und stellen die Blutbahnen dar (Fig. 56).

Das Entoderm.

Da der Schwanzanhang nur das langgestreckte hintere Ende des Embryo darstellt, so ist auch wohl anzunehmen, daß im Ruderorgan Entodermzellen vorhanden sind. Ein Blick auf einen Querschnitt durch den Schwanzteil eines jungen Embryo bestätigt diese Annahme. Fig. 52 stellt einen solchen Querschnitt dar; an der ventralen Seite der Chorda sieht man zwei Zellen nebeneinander liegen, die im Zusammenhang mit dem Entoderm des Vorderabschnittes stehen. Im Laufe der Entwicklung wird jedoch der zweireihige Entodermstreifen des Schwanzanhanges von dem Entoderm des Körpers getrennt, und nun beginnt eine eigentliche Umwandlung der Entodermzellen des Ruderorgans. Diese Zellen treten, was bereits bei *Ciona intestinalis* konstatiert werden konnte, aus ihrem Zusammenhang heraus, runden sich ab und nehmen eine amöbenartige Gestalt an (Fig. 56). Hier kann ich nur das über diese Zellen schon bei *Ciona* Gesagte wiederholen, indem ich der Meinung bin, daß diese umgebildeten Entodermzellen den Schwanzanhang vermittels amöboider Bewegung verlassen, um sich im hinteren Körperabschnitt anzusammeln. Die Zellen selbst bestehen aus einem feinkörnigen Protoplasma mit ziemlich großem Kern.

Das Nervenrohr.

Die drei Teile, die das Nervensystem der *Ciona intestinalis* ausmachten, finden wir bei *Clavelina lepadiformis* ebenfalls vor. Der Vorderabschnitt des embryonalen Nervenrohres teilt sich in Flimmergrube und Sinnesblase. Während die letztere die Sinnesorgane (Auge und Otolith) enthält, öffnet sich die seitlich von ihr verlaufende Flimmergrube vorn in den Kiemendarm. Hinten stehen beide Abschnitte miteinander in Verbindung und setzen sich in das Rumpfganglion fort, das endlich in das Nervenrohr des freien Larvenschwanzes ausläuft. An dem Rumpfganglion kann man eine einschichtige Decke und eine mehrschichtige Basis unterscheiden, die ein verhältnismäßig großes Lumen umgeben. Nach dem Ende des Ganglions zu nehmen auch an der Basis die Zellen ab, bis sie schließlich auch hier nur eine Zellenlage ausmachen. In Fig. 55 sehen wir die Übergangsstelle des Rumpfganglions in das Caudalrohr dargestellt, sowohl das Dach, wie auch die Basis werden von je drei Zellen gebildet.

Schon einige Schnitte weiter nach hinten stoßen wir auf das Nervenrohr des Schwanzanhanges, das zwischen Ectoderm und den dorsalen Zellen der Muskelbänder der Chorda anliegt und aus vier Zellen besteht (Fig. 56). Hier will ich noch bemerken, daß man bei Verfolgung einer Querschnittserie durch das Ruderorgan die Beobachtung machen kann, daß dieses sich um seine Achse gedreht hat, wodurch natürlich auch eine Lageveränderung des Nervenrohres hervorgerufen wird. Hierüber schreibt SEELIGER (14): »Fast ausnahmslos wächst dabei (beim Längenwachstum des Schwanzes) das Hinterende des Schwanzes am Vorderteil des Embryo rechts vorbei (Fig. 38 und 39), nicht ohne gleichzeitig eine Drehung um seine Achse auszuführen. Dabei wird der dorsale, durch den Verlauf des Nervenrohres bestimmte Teil nach links gedreht (Fig. 39 und 40).«

Im Schwanzanhang besteht das Nervenrohr im Querschnitt aus vier Zellen, die ein deutliches Lumen begrenzen (Fig. 57). Dieses Lumen nimmt nach dem Schwanzende zu ab, bis es schließlich vollständig verschwindet, so daß dort alle vier Zellen eng aneinander liegen. Die Nervenzellen selbst sind keilförmig, besitzen ein feinkörniges Protoplasma und große deutliche Kerne.

Die Muskulatur.

Auch hier bei *Clavelina lepadiformis* will ich die Entwicklung der Schwanzmuskelzellen von ihrem ersten Auftreten an verfolgen.

Schon bei jugendlichen Stadien, welche die bekannte typische birnförmige Gestalt angenommen haben, liegen an jeder Seite der Chorda drei Zellreihen. Fig. 52 stellt uns einen Querschnitt, Fig. 51 einen Längsschnitt durch den hinteren Körperabschnitt des betreffenden Embryo dar. Ebenso wie bei *Ciona intestinalis* sehen wir, daß jede der drei seitlichen Zellreihen aus etwa sieben bis acht hintereinander liegenden Zellen besteht. Die Gestalt dieser Zellen ist kubisch, doch verlieren sie bald diese Form, denn es beginnt der Embryo seinen hinteren Körperteil immer mehr zu strecken und in das definitive Ruderorgan umzuwandeln.

Wir erfuhren schon oben bei der Besprechung der Schwanzmuskulatur der *Ciona intestinalis*, daß Seeliger (14) der Ansicht sei, daß bei *Clavelina lepadiformis* das Längenwachstum des Schwanzes durch Längsstreckung der einzelnen Zellen zustande kommt, daß aber eine Zellenteilung nicht stattfindet. Dies stimmte mit den Befunden, die ich an *Ciona intestinalis* beobachtet hatte, überein, und auch durch meine Untersuchungen am selben Material, das der Arbeit Seeligers zugrunde liegt, kann ich diesen Befund bestätigen. In Fig. 51 sind die die Chorda begrenzenden Zellen noch höher als lang; in Fig. 53 haben sie jedoch bedeutend an Höhe abgenommen, sind dafür aber in die Länge gewachsen. Betrachten wir schließlich das Endstadium der Entwicklung (siehe Seeliger [14] Taf. V, Fig. 50), so sehen wir, daß die Muskelzellen eine langgestreckte sechseckige Gestalt angenommen haben.

Zählt man die in einer Reihe hintereinander liegenden Zellen, sei es in Totalpräparaten, sei es durch Skizzierung einer Querschnittserie, so kommt man zu dem Resultat, daß die Zellzahl dieselbe geblieben ist, wie sie schon bei ganz jugendlichen Individuen festgestellt werden konnte. Dies spricht wohl klar und deutlich für die unumstößliche Richtigkeit der Mitteilung Seeligers (14), daß ein Zuwachs der Muskelzellen im Schwanzanhang der *Clavelina lepadiformis* nicht wahrzunehmen ist. Das Wachstum der Muskelzellen hält also mit dem Längenwachstum des Körperfortsatzes gleichen Schritt, so daß von einer Teilung dieser zelligen Elemente keine Rede sein kann.

Auf einen Vergleich der Fig. 51, 53 und der Fig. 50 (siehe Seeliger [14] Taf. V) mit den Fig. 36, 38 und 46 hier noch näher einzugehen, wäre nach dem Gesagten überflüssig, da ja ein Blick auf diese Figuren uns deutlich zeigt, daß die Verhältnisse bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* dieselben sind.

Kehren wir jetzt zu den ausgebildeten Muskelzellen und ihren feineren Bau zurück. Ich habe diese Zellen bereits als langgestreckte, sechseckige Gebilde beschrieben, die an beiden Seiten der Chorda liegen und dorsal am Nervenrohr, ventral am Entodermfortsatz anstoßen. In der Mitte des Körperfortsatzes bemerken wir an jeder Seite drei Muskelzellen (Fig. 56), während nach dem Ende des Ruderorgans zu und im Körper selbst die Zahl zunächst auf zwei sinkt (Fig. 55 und 57), bis schließlich die Chorda an ihren äußersten Enden überhaupt nicht mehr von Muskelzellen umgeben ist.

Im ausgebildeten Zustande liegt das Plasma mehr wandständig, und durch die innere homogene Substanz ziehen Plasmafäden, die ein Netz darstellen. In der Mitte der Muskelzelle liegt ein großer Kern mit deutlichem Nucleolus. An der Peripherie haben die Muskelzellen Fibrillen abgesondert, doch treten diese nie an den Zellseiten auf, mit welchen die Muskelzellen einer Platte aneinanderstoßen, vielmehr nur an der Peripherie des Muskelbandes. Ich verweise nur auf meine Fig. 56, die nach einem Objekt entworfen ist, welches die Fibrillen mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervortreten ließ. Also auch bei *Clavelina lepadiformis* bestätigt sich die Angabe von van Benedens und Julins (26) nicht, daß die Muskelzellen in ihrem ganzen Umkreise Fibrillen absondern, es muß vielmehr die Angabe Seeligers (14) voll und ganz aufrecht erhalten werden, wenn er sagt: »Eine jede Muskelzelle scheidet sowohl an der der Chorda als auch an der dem Hautepithel zugekehrten Seite, außerdem die das Nervenrohr und den Entodermfortsatz begrenzenden Zellen an der diesen Gebilden zugewendeten Fläche Fibrillen aus.«

Erst in alten Larven, die sich eben festgesetzt haben, oder, nachdem sie eine Zeitlang umhergeschwärmt haben, zur Festsetzung reif sind, beginnt Dissociation der Muskelzellen, und wir erhalten dann Bilder, wie van Beneden und Julin (26) sie gezeichnet haben.

Schon bei *Ciona intestinalis* sahen wir, daß die Fibrillen parallel zur Zellgrenze ohne Unterbrechung durch die Muskelzellen ziehen, wie ich dies in Fig. 46 abgebildet habe. Auch bei *Clavelina lepadiformis* ist dies der Fall, und ein Vergleich meiner Fig. 46 mit der von Seeliger (14) wiedergegebenen Fig. 50, Taf. V, kann jedes Wort ersparen. Es streichen die Fibrillen parallel den Zellgrenzen, und zwar kreuzen die Fibrillen der äußeren diejenigen der inneren Schicht des quergestreiften Muskelbandes.

In den Fibrillen habe ich sehr klar bei 1375facher Vergrößerung einen feinen hellen Mittelstreifen gesehen, der darauf schließen läßt, daß jede Fibrille aus zwei nebeneinander liegenden Primitivfibrillen besteht (Fig. 58). Dieses hat schon Retzius (29) bei *Appendicularia flabellum* festgestellt, während ich bei *Ciona intestinalis* die Zusammensetzung einer Fibrille aus zweien nicht konstatieren konnte (Fig. 47), was ich jedoch auf die Feinheit des Materials zurückführte.

Dasselbe, was ich über das erste Auftreten der Fibrillen bei *Ciona intestinalis* gesagt habe, gilt auch für *Clavelina lepadiformis.* Es läßt sich dieses auch hier nicht genau feststellen, da in der Ausbildung der Muskelzellen zu große Schwankungen und individuelle Verschiedenheiten herrschen.

Die Chorda.

Es bleibt mir nur noch von den Organen des Schwanzanhanges der *Clavelina lepadiformis* die Entwicklung der Chorda zur Besprechung übrig. Die Chorda ist das erste Organ, das nach dem Schluß des Blastoporus entsteht. Es stellt frühzeitig einen Doppelstrang von Zellen dar, und zwar keilen sich die Zellen ineinander (Fig. 51). Das Nervenrohr, die beiden Muskelplatten und der Entodermfortsatz umrahmen gleichsam die Chorda (Fig. 52). Beginnt jetzt der hintere Körperabschnitt in die Länge zu wachsen, so sehen wir, wie aus dem zweireihigen Strange allmählich ein einreihiger wird (Fig. 53), indem sich die Zellen von beiden Seiten her zwischeneinander einschieben. Die einzelnen Chordazellen haben dann eine scheibenförmige Gestalt angenommen (Fig. 54), bei denen der Kern ziemlich in der Mitte liegt. Um nun aber bei dem immer weiter fortschreitenden Wachstum des Schwanzanhanges den Raum ausfüllen zu können, muß entweder eine Teilung oder eine Längsstreckung der Chordazellen stattfinden. Das letztere geschieht in Wirklichkeit, und wir bemerken dann auch bald, daß die scheibenförmigen Chordazellen an Dicke zunehmen.

Der Anfang der Bildung der eigentlichen Chorda, d. h. die Umwandlung der Chordazellen in den homogenen Achsenstrang, tritt bei *Clavelina lepadiformis* sehr spät ein, und zwar erst kurz bevor der Embryo die Eihülle sprengt. Die Vacuolenbildung in dem Zellenstrang habe ich sowohl an Totalpräparaten als auch an Längsschnitten verfolgen können. Bei dieser meiner Beschreibung verweise ich auf die von Seeliger (14) gegebene Abbildung Fig. 49, Taf. V, da diese mit meinen Befunden vollständig übereinstimmt, und eine von mir wiederzugebende Zeichnung meiner Präparate nur das gleiche Bild auf das Papier werfen könnte. Die Bildung der Vacuolen beginnt im Schwanzanhang in dem dem Körper zunächst liegenden Abschnitt. Die Vacuolen nehmen also nach dem Schwanzende zu immer mehr ab, bis sie zuletzt vollständig verschwinden.

Nachdem bei *Ciona intestinalis* die zwischen den Chordazellen auftretenden Vacuolen einen gewissen Umfang angenommen hatten, flossen diese zusammen und bildeten einen durch die ganze Länge des Schwanzanhanges ziehenden homogenen, gallertartigen Achsenstrang. Auch bei *Clavelina* bemerkte ich hier und da, daß zwei nebeneinander liegende Vacuolen miteinander verschmolzen, doch nie habe ich, auch nicht bei alten freischwimmenden Larven, die Beobachtung machen können, daß alle Vacuolen zu einem homogenen Stab sich vereinigt hatten. Oben erwähnte ich schon, daß die Vacuolenbildung bei *Clavelina lepadiformis* erst sehr spät auftritt, und glaube ich, daß die kurze Zeit der freischwimmenden Lebensweise der Larve nicht genügt, um die Ausbildung des Achsenstranges zum Abschluß zu bringen. Dieses deckt sich mit den Befunden SEELIGERS (14), der an einer Stelle sagt: »In Fig. 49 Abschn. B sind die Vacuolen sehr groß geworden, und die eigentliche Zellsubstanz erscheint zu dünnen, schwach gekrümmten Scheiben reduziert, die in ihrer Mitte den Kern tragen und zur Längsrichtung des Schwanzes nahezu senkrecht stehen. Damit ist der Höhepunkt der Chordaorganisation im Larvenschwanze der *Clavelina* erreicht, und es leitet sich jetzt die Rückbildung derselben ein. Einen kontinuierlichen homogenen Achsenzylinder habe ich in keinem Falle beobachten können.«

Am äußersten Ende wird die Chorda noch vom Ectoderm umschlossen, während das vordere Ende frei in den Körper hineinragt und meist bis in die Region des Darmes reicht, so daß man auf einem Querschnitt durch den hinteren Körperabschnitt einer freischwimmenden Larve Chorda und Darm gleichzeitig durchschneiden muß (Fig. 55).

Aus dem über die Organe des Schwanzanhanges der *Clavelina lepadiformis* Gesagten geht wohl klar hervor, daß alle Organe des Körperfortsatzes dieses Individuums den gleichen Aufbau zeigen, wie diejenigen der *Ciona intestinalis*, nur erreichte die Chorda nicht dieselbe Entwicklungsstufe. Diese Befunde ließen nun auch die Vermutung gerechtfertigt erscheinen, daß auch die Organe des Schwanzanhanges der *Molgula nana*, zu deren Besprechung ich jetzt übergehen werde, denselben Bau zeigen, wie wir es bei *Ciona* und *Clavelina* angetroffen haben. Hier will ich jedoch voraussendend bemerken, daß die Verhältnisse bei *Molgula nana* etwas andre sind. Wir werden sehen, daß sowohl in bezug auf die Muskelzellen als auch in bezug auf die Chorda Verschiedenheiten bestehen.

3. Molgula nana.

(Taf. IV, Fig. 59—76.)

Bevor ich zur Beschreibung der Organe des Schwanzanhanges der *Molgula nana* schreite, muß ich zunächst einige wenige Worte über die früheren Arbeiten vorausschicken, die von der Gattung *Molgula* speziell handeln.

Lacaze-Duthiers (30) teilt mit, daß aus dem Ei der *Molgula tubulosa* nicht eine sich lebhaft bewegende, geschwänzte Larve entsteht, sondern ein amöbenartiges, ungeschwänztes Individuum, das nach Sprengung der Eikapsel auf den Boden fällt und sich dort anheftet. Lacaze-Duthiers hebt hervor: »Il reste donc acquis dès aujourd'hui que le corps de la jeune Molgule, souple et contractile, modifiant lentement ses formes par des mouvements améboides, ne jouit jamais de cette agilité, de cette activité si remarquable des premiers moments de la vie des autres Ascidies dont l'embryogénie a été étudiée.«

Hancock (31) dagegen bezweifelt, daß die *Molgula tubulosa*, die der Gegenstand der Untersuchungen Lacaze-Duthiers' war, zu der Gattung *Molgula* zu rechnen ist und beschreibt eine seiner Meinung nach unzweideutige *Molgula*, die er als *Molgula completa* bezeichnet, bei der er im Kloakenraum geschwänzte Larven beobachtet hat.

Den Angaben Lacaze-Duthiers' stimmt Kupffer (11) bei, denn auch er hat bei *Molgula simplex* keine geschwänzten mit einer Skelettachse ausgestatteten Larven beobachten können. Der Embryo zeigte sich jedoch nicht amöbenartig, wie es Lacaze-Duthiers angibt, sondern es entwickelten sich in der Eihülle alle Organe, die eine ausgewachsene Ascidie besitzt. Nur im Hinterteil des Körpers bemerkte Kupffer einen mesodermalen Zellenhaufen, aus dem er Blutkörper und Herz entstehen läßt. Diese Anhäufung von Zellen im hinteren Körperabschnitt erinnert an den Zellenhaufen, den wir auch bei eben festgesetzten Larven beobachten können.

Die Molgulidenembryonen, die mir zur Verfügung standen, waren ebenfalls geschwänzte Individuen, wie Hancock (31) sie beschreibt, und auch ich fand alle Stadien vom Ei bis zur geschwänzten Larve im Kloakenraum einer alten *Molgula nana* vor. Aus dem Gesagten geht wohl hervor, daß die Gattung *Molgula* eine eigenartige Ausnahme unter den einfachen Ascidien aufweist, indem die Entwicklung bei einigen Arten direkt und ohne Larvenmetamorphose verläuft, während bei andern Formen eine geschwänzte Larve auftritt. LACAZE-DUTHIERS (32 und 33) hat auf Grund derselben Beobachtungen eine Spaltung der Gattung *Molgula* vorgenommen, in solche, die kein freischwimmendes Larvenstadium besitzen, und solche, die während ihrer Entwicklung geschwänzte Larven aufweisen. Erstere hat er *Anurella*, letztere *Molgula* genannt. Diese systematische Teilung ist jedoch unhaltbar, da beide Familien dieselbe Organisation zeigen.

Bei der *Molgula nana* sehen wir genau so wie bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* den Schwanzanhaug aus dem hinteren Abschnitt des ovalen Embryo entstehen. Das hintere Ende wächst in die Länge, verjüngt sich, und es entsteht die typische birnförmige Gestalt. Da nun der Embryo noch immer in der Eikapsel steckt, und die Streckung dieses hinteren Endes noch fortdauert, so krümmt sich der Hinterkörper und wächst um den vorderen Abschnitt herum, bis er seine vollständige Länge erreicht hat.

Es kann vorkommen, daß der Schwanzanhang sich mehr als einmal um den Rumpfteil herumlegt. Hieraus geht schon hervor, daß die relative Länge des Schwanzes sehr wechselnd ist, er ist oft $2^1/_2$-, oft $3^1/_2$mal so lang wie der Körper selbst.

Aus der näheren Betrachtung des Schwanzanhanges geht nun hervor, daß er alle Einzelheiten aufweist, die uns schon bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* begegneten.

Der Cellulosemantel.

Der Cellulosemantel überzieht als homogene gallertartige Substanz die ganze freischwimmende Larve und stellt eine vollständig geschlossene Hülle dar. Im Rumpfabschnitt bildet er eine ziemlich dünne Lage und grenzt sich durch eine seichte Einschnürung von der Celluloseschicht des Schwanzanhanges ab. Diese letztere ist zu einem umfangreichen Flossensaum geworden, der nach dem Schwanzende zu spitz ausläuft. Fig. 64 zeigt uns die Gestalt des Flossensaumes eines Embryo, der noch im Follikel liegt, Fig. 68 die bei einer freischwimmenden Larve. Wir sehen also, daß der Cellulosemantel des Schwanzanhanges schon auf Embryonalstadien die flossenförmige Gestalt angenommen hat.

In der homogenen Cellulosesubstanz treffen wir auch die schon bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* besprochenen, bläschenförmigen Zellen mit ihrem deutlich hervortretenden Kern an, deren Vorhandensein ja REICHERT (25), wie oben erwähnt, leugnet.

Auch bei *Molgula nana* weist das hinterste Ende des Flossensaumes eine Strahlung auf, die an die Flossenstrahlen homocerker Fische erinnert. Ich schreibe ebenfalls hier dieser Strahlung die Aufgabe zu, dem Schwanzende eine größere Festigkeit zu geben, wie ich es bei der Besprechung des Flossensaumes der *Clavelina lepadiformis* näher ausgeführt habe.

Es bliebe mir nur noch übrig, der Testazellen Erwähnung zu tun, die hier und da dem Flossensaum aufsitzen. Bei *Molgula nana* waren diese zelligen Elemente noch recht zahlreich zu beobachten, da ich ja die geschwänzten Larven dem Kloakenraum entnommen hatte, und der Schwanzanhang also nicht in Funktion getreten war. Die anhaftenden Zellen konnten daher noch nicht abgescheuert werden. Meine oben ausgesprochene Vermutung, daß sich die Testazellen infolge der mechanischen Einwirkung des Wassers vom Cellulosemantel abtrennen, bestätigt sich also. Die Form der Zellen ist sehr verschieden, das Plasma ist netzartig angeordnet, wie dieses ja meine Fig. 68 deutlich zeigt.

Das Ectoderm.

Bei Betrachtung der Fig. 60, 61, 63 und 68 wird klar, daß im Ectoderm des Schwanzanhanges der *Molgula nana* dieselbe Umwandlung vor sich geht, wie wir dies bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* feststellen konnten. Fig. 60 stellt einen Querschnitt durch den hinteren Abschnitt eines birnförmigen Individuums dar; die Zellen des Ectoderms zeigen meist eine kubische Gestalt. Bei einem etwas älteren Stadium sind die Ectodermzellen schon ein wenig abgeflacht (Fig. 61), bis sie schließlich an den Seiten der Muskelbänder als platte Zellen erscheinen, während die dem Nervenrohr und dem Entodermfortsatz anliegenden Ectodermzellen noch eine gewisse Dicke aufweisen (Fig. 63 und 68).

Bis zum Stadium der Fig. 63 liegt das Ectoderm dem Nervenrohr, den beiden Muskelbändern und dem Entodermfortsatz eng an. Im Laufe der weiteren Entwicklung entsteht jedoch sowohl zwischen Ectoderm und Nervenrohr als auch beim Entodermfortsatz ein kleiner Spalt, der dadurch zustande kommt, daß die Muskelzellen das Nervenrohr bzw. den Entodermfortsatz an Dicke übertreffen (Fig. 68). Diese beiden durch die ganze Länge des Tieres ziehenden Spalten, welche die Blutbahnen des Schwanzanhanges repräsentieren, stehen mit der primären Leibeshöhle des Rumpfes in Verbindung.

Beim vollständig ausgebildeten Schwanzanhang der *Molgula nana* beobachtete ich sowohl in dem dem Nervenrohr als auch in dem dem Entoderm benachbarten Ectodermabschnitt eigenartige Kernbildungen, und zwar lagen immer zwei bis drei Kerne nebeneinander. Fig. 74 zeigt uns ein Stück dieses Entodermteiles. Es ist einem Präparat entnommen, das mit Methylenblau stark überfärbt wurde, alsdann so lange in salzsaurem Alkohol blieb, bis der Flossensaum und das Plasma des Ectoderms fast vollständig entfärbt waren, und so die Kerne mit ihren histologischen Details stark hervortraten.

Im Ectoderm der Appendicularien sind ähnliche Kerne schon von älteren Autoren beschrieben worden. Besonders eingehend erwähnte sie zuerst KLAATSCH (34). Er beschreibt unregelmäßig gestaltete Kerne, und zwar nur in den Zellen der Oikoblastenzone, d. h. in den zelligen Elementen, die sich an der Bildung des Gehäuses beteiligen. KLAATSCH sagt darüber folgendes: »An den Teilen, die an der Gehäusebildung gar nicht, oder in nur untergeordnetem Maße beteiligt sind, findet man in den Zellen rundliche, relativ große Kerne. Ihr Chromatin färbt sich nicht sehr intensiv. In den verschiedensten Abstufungen begegnen uns dann Kerne, welche eine unregelmäßige Gestalt darbieten, sich in die Länge strecken oder Fortsatzbildungen zeigen. Dabei verändert sich die Beschaffenheit des Chromatins. Die Kerne werden stärker lichtbrechend und färben sich viel intensiver.«

Ähnliche Umwandlungen der Kerne, wie es KLAATSCH bei *Oikopleura cophocera* beschrieben hat, konnte ich im Ectoderm des Schwanzanhanges der *Molgula nana* beobachten. Hinsichtlich der verschiedenen Gestalten der Kerne des Ectoderms verweise ich auf meine Fig. 75 *a—h*. Die ursprünglichste Form ist wohl zweifellos die in Fig. 75 *a* wiedergegebene. Der Kern zeigt eine ovale Gestalt, ein starkes Chromatingerüst und einen großen, sich intensiv färbenden Nucleolus. Von dieser ovalen Form sind wohl die übrigen dargestellten Kerne abzuleiten, indem nach der einen Seite hin sich der Kern in die Länge gestreckt hat (Fig. 75 *b*, *c*, *d*), nach der andern Seite jedoch eine Einschnürung vor sich gegangen ist, und so die Typen *e*, *f*, *g* und *h* der Fig. 75 entstanden sind. Diese verschiedenen Kernformen liegen im ectodermalen Epithel bunt durcheinander. Welche Form eigentlich vorherrscht, läßt sich schwer sagen. Sehr häufig fand ich die langgestreckten Kerne, die bald unverzweigt, bald verzweigt waren und dann die verschiedenartigsten Fortsätze aufwiesen. Am seltensten trat die Hufeisenform (Fig. 75 *e*) auf.

In den Kernen selbst, vor allem in den langgestreckten (Fig. 75 *b*, *c*, *d*), bemerkt man eine oder mehrere große Vacuolen. Jeder Kern besitzt ein dichtes Chromatingerüst und ein oder zwei Kernkörperchen, und zwar liegen diese meist im breitesten Teile des Kerns. Gelegentlich fehlen sie aber auch und dann findet sich eine größere Anzahl kleinerer Nucleoli (Fig. 75*e* und *f*). Umgeben ist jeder Kern von einer achromatischen Membran, die auch die äußersten und zartesten Fortsätze des Kerns überzieht.

Schon oben erwähnte ich, daß fast immer zwei bis drei Kerne nebeneinander liegen, und so kommt es denn auch, daß wir auf Querschnitten durch den Schwanzanhang einer freien Larve dem Nervenrohr und dem Entodermfortsatz gegenüber im Ectoderm meist zwei bis drei Querschnitte dieser in Fig. 74 dargestellten Ectodermkerne vorfinden. Die Querschnitte der Kerne bieten auch die verschiedensten Formen dar. Vergleicht man diese Querschnitte mit den an Totalpräparaten hervortretenden Bildern (Fig. 74), so wird man zu der Überzeugung kommen, daß die Fortsätze in verschiedenen Ebenen auftreten und daß die Verzweigung eine reiche ist.

Von solchen Formveränderungen der Kerne des Ectoderms habe ich bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* nichts wahrnehmen können. Hier traten meist runde, höchstens etwas längliche Kerne auf, die jedoch nie derartige Fortsätze oder Umformungen zeigten, wie ich dies von den Ectodermzellen des Schwanzanhanges der *Molgula nana* beschrieben habe.

Das hintere Ende des Ectoderms ist verdickt und umgibt calottenförmig das Chordaende. In Fig. 76 ist ein optischer Längsschnitt dieser Region dargestellt. Nach vorn geht das Ectoderm des Schwanzanhanges in das des Körpers über, deren zellige Elemente jedoch nur wenig abgeflacht erscheinen und ihre kubische Gestalt ziemlich bewahrt haben.

Das Entoderm.

An der ventralen Seite des birnförmig ausgezogenen Körperabschnittes eines jungen *Molgula*-Embryo liegen zwischen den Muskelbändern zwei entodermale Zellreihen, die durch die ganze Länge des Schwanzanhanges hindurchziehen und vorn in das Entoderm des Körperabschnittes übergehen. Sie sind noch prall mit Dotterschollen angefüllt und zeigen dieselben histologischen Details, wie das Ectoderm und die Chorda, während die Muskelanlage und das Nervenrohr schon plasmareicher geworden sind.

Bei einem Embryo, bei dem der Schwanzanhang schon ein halbes Mal um den Körper herumreichte, bildeten die Entodermzellen noch immer einen zusammenhängenden Streifen, der noch aus zwei Zellenreihen besteht (Fig. 63). Jedoch schon auf einem etwas älteren Stadium tritt eine Umwandlung dieser Zellen ein. Sie runden sich ab, nehmen amöboide Form an und bleiben infolgedessen nicht mehr im Zusammenhang, so daß wir bei dem vollständig ausgebildeten Schwanz eigentlich nicht mehr von einem Entodermfortsatz reden können, da an der Stelle des früheren Fortsatzes nur einzelne Zellen liegen. Und auch diese bleiben nicht mehr lange im Ruderorgan, sie wandern allmählich in den hinteren Teil des Körperabschnittes über, um dort mit den freien Mesodermzellen die Blutkörperchen zu bilden. Dem Entoderm des Schwanzanhanges der *Molgula nana* widerfährt also dasselbe Schicksal, wie das der *Ciona intestinalis* und der *Clavelina lepadiformis*, bei denen ebenfalls der Entodermstreifen in verschiedenartig geformte Zellkörper aufgelöst wird, die den Schwanzanhang verlassen, um sich im hinteren Ende des Körpers anzuhäufen. Diese schon von Kowalevsky (9) im Jahre 1871 gemachte Beobachtung findet also bei allen drei von mir untersuchten Species eine Bestätigung.

Als ich bei *Molgula nana* die Beobachtung machte, daß die mittlere Zellreihe der beiden Muskelbänder sich allmählich rückbildet, drängte sich mir der Gedanke auf: Sollte die Umbildung der Entodermzellen nicht auch als Beginn der Degeneration des Ruderorgans anzusehen sein? Wie wir durch Kupffer (7) und Seeliger (14) erfahren, beginnt gleich nach der Festsetzung der Larve die Einziehung des Schwanzanhanges, der sich im hinteren Körperabschnitt spiralig aufrollt. Es unterliegt daher wohl keinem Zweifel, daß die Loslösung der Entodermzellen aus ihrem Verbande und ihre Übersiedelung in den Körperabschnitt als Vorläufer des Degenerationsprozesses des Ruderorgans angesehen werden können.

Früher glaubte man, daß die Zellen des eingezogenen Schwanzanhanges sich allmählich von dem entstandenen Zellenhaufen loslösten und als freie Mesodermzellen in den Blutkreislauf einbezogen würden. Seeliger und Kowalevsky (36) haben jedoch später erkannt, daß die zelligen Elemente des Bewegungsorgans einer fettigen Degeneration anheimfallen.

Das Nervenrohr.

Ich habe die Bildung des Nervenrohres bis zu dem Stadium verfolgt, wo es ein geschlossenes Rohr darstellt. In dem vorderen Ende des Körpers setzt es sich aus ungefähr sechs Zellen zusammen, während weiter nach hinten nur vier Zellen zur Bildung des Nervenrohres zusammentreten. Im Laufe der Entwicklung vermehren sich nun die Zellen des vorderen Körperabschnittes und bilden die primäre Sinnesblase. Diese spaltet sich durch Längsteilung in die Flimmergrube und definitive larvale Sinnesblase, in der die Sinnesorgane zur Ausbildung gelangen. Wir können also am Nervensystem beim ausgewachsenen Embryo drei Abschnitte unterscheiden, die Sinnesblase mit der Flimmergrube, das Rumpfganglion und das Nervenrohr, das bis in die äußerste Spitze des Schwanzanhanges reicht. Das Rumpfganglion, das ein verhältnismäßig großes Lumen besitzt, ist mehrschichtig (Fig. 67), und zwar wird die Decke meist aus vier Zellen gebildet, die in einer Schicht liegen, während der ventrale Abschnitt mehrere Zellschichten aufweist.

Nach hinten geht das Rumpfganglion kontinuierlich in das Nervenrohr des Schwanzanhanges über. Hier sehen wir immer nur vier Zellen das nach hinten immer enger werdende Lumen umgeben (Fig. 68), bis schließlich die Zellen sich so ineinander keilen, daß auch das Lumen verschwindet.

Periphere Nerven, wie Kupffer (11) sie in dem Caudalabschnitt bei der Larve von *Ascidia mentula* im Momente des Todes feststellte, habe ich nicht beobachten können, da mir lebendes Material nicht zur Verfügung stand.

Während der sich bildende Schwanzanhang um den Körper des Embryos sich herumlegt, führt er eine Drehung um seine Achse nach links aus, wie ich dies bei den beiden andern von mir untersuchten Formen ebenfalls feststellen konnte. Das Nervenrohr des Schwanzes liegt dann natürlich nicht mehr in der durch den Rumpfabschnitt geführten Medianebene, sondern um fast 90° aus dieser verschoben.

Alles dies über das Nervensystem der *Molgula nana* Gesagte entspricht in jeder Hinsicht dem oben über *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* Mitgeteilten.

Die Muskulatur.

Die Untersuchungen über die Muskelanlage der *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* haben gezeigt, daß an jeder Seite der Chorda zwei Muskelstreifen verlaufen, die aus drei nebeneinander liegenden Zellenreihen bestehen. Die Muskelzellen nahmen während des Wachstums des Schwanzes nicht an Zahl zu, erhielten aber schließlich eine lange sechseckige, fast spindelförmige Gestalt. Die quergestreiften Muskeln produzierten an ihrer inneren und äußeren

Fläche parallel den Zellgrenzen verlaufende Fibrillen, so daß die Fibrillen der inneren und äußeren Schicht sich unter einem spitzen Winkel kreuzten, was aus meiner Fig. 46 recht deutlich zu erkennen ist.

Nur bei jugendlichen Individuen der *Molgula nana*, etwa bis zu dem Stadium, wo der Schwanzanhang ein halbes Mal um den Körper herumgeht — genau läßt sich das Stadium nicht feststellen, da es bei den einzelnen Individuen variiert — ist die Entwicklung des Muskelsystems des Schwanzanhanges identisch mit dem der vorher besprochenen Formen. An jeder Seite der Chorda treten im Querschnitt drei Muskelzellen auf (Fig. 60), die ungefähr gleich groß sind. Hier muß ich schon darauf aufmerksam machen, daß die mittlere Zelle in der Entwicklung etwas zurückgeblieben ist, indem sie noch mehr einen entodermalen Charakter trägt. Im übrigen zeigen die Muskelzellen einen ähnlichen Bau wie eine Eizelle, wie es schon Pizon (35) in seiner Fig. 71 für *Botryllus* dargestellt hat. Im Zentrum liegt der große, bläschenförmige Kern mit deutlichem Nucleolus, umgeben vom körnigen Protoplasma, dem wieder peripher die Dotterschollen aufliegen. Auch die Zellen des Nervenrohres sind sehr plasmareich, wodurch diese beiden Gebilde sich deutlich vom Ectoderm, Entoderm und der Chorda abheben, in denen die Dotterschollen noch in großer Menge auftreten und gleichmäßig im Protoplasma verteilt liegen. Der Unterschied in der Größe der Kerne ist oft sehr charakteristisch. Die Kerne der Muskelzellen sind häufig sehr bedeutend größer als die der andern Gewebe.

Der oben erwähnte Unterschied der mittleren Muskelzelle von den beiden äußeren verliert sich mit der Zeit und auf einem Stadium, bei dem das Ruderorgan schon zur Hälfte um den Körper reicht, ist eigentlich keine Verschiedenheit im Bau der einzelnen Muskelzellen zu bemerken. Fig. 63 führt uns einen Querschnitt durch den Schwanzanhang eines solchen Stadiums vor Augen. Jederseits der Chorda liegen drei vollständig intakte Zellen, an deren Peripherie aber noch keine Fibrillen aufgetreten sind. Diese werden erst im weiteren Verlaufe des Wachstums des Schwanzanhanges gebildet.

Die Anordnung der Muskelzellen ist dieselbe wie bei *Ciona* und *Clavelina*. Am Vorderende der Chorda bemerken wir überhaupt keine Muskelzellen, erst weiter hinten treten sie auf, und zwar erst eine an jeder Seite, dann zwei (Fig. 67) und, nachdem die Chorda in den Schwanzanhang eingetreten ist, jederseits drei Muskelzellen (Fig. 68). Im mittleren Teile des Schwanzanhanges liegen immer drei Zellreihen, am Hinterende sowie vorn nur zwei und endlich eine (Fig. 69 und 70). Nicht immer nimmt die Zahl der Muskelzellen rechts und links in gleicher Weise ab; man kann vielmehr an Querschnitten die Beobachtung machen, daß an der einen Seite zwei, an der andern drei Muskelzellen liegen.

Im ausgebildeten Schwanzanhang liegen sechs bis sieben Zellen in einer Reihe hintereinander. Diese Zahl finden wir auch schon bei jugendlichen Stadien (Fig. 59), so daß ich auch bei *Molgula nana* keine Zunahme der Muskelzellen konstatieren kann, weil nur eine allmähliche Streckung der Muskelzellen während der Bildung des Schwanzanhanges stattfindet. Ich verweise auf meine Fig. 59, 61 und 71, welche die successive Streckung der Muskelzellen veranschaulichen und nach dem bisher Gesagten einer weiteren Erläuterung nicht bedürfen.

Die beiden dorsalen und ventralen Zellreihen der Muskelbänder, von denen jetzt überhaupt nur die Rede sein wird, bestehen nicht aus spindelförmigen, sondern aus langgestreckten rechteckigen Elementen. Die Ecken, vor allem die dem Ectoderm zugekehrten, sind oft etwas abgerundet (Fig. 73). Die Länge der Zellen ist bei verschiedenen Larven verschieden, da ja auch die Länge des Schwanzanhanges individuellen Schwankungen unterworfen ist. Jedoch auch die Zellen desselben Tieres zeigen eine ungleiche Größe, und so fand ich, daß die Zellen, die dem Körperabschnitt am nächsten liegen, meist etwas kürzer sind, als die des mittleren Teiles des Schwanzes. Recht eigenartig zeigt sich der histologische Bau der ausgebildeten Muskelzellen. In der Mitte liegt der große bläschenförmige Kern mit einem deutlichen Chromatingerüst und einem großen Kernkörperchen. Um den Kern herum bildet das Protoplasma eine dichte, körnige Masse, die nach den beiden Enden der Zelle zu abnimmt (Fig. 68 und 73). Hier verliert das Protoplasma mehr und mehr seinen feinkörnigen Bau und erscheint als eine flüssige, durchsichtige Substanz, die sich in nichtbegrenzten Vacuolen vorfindet. In der Umgebung des Kernes bleibt natürlich das körnige Plasma bestehen, ebenso sehen wir an den Rändern der Zellen noch einen Plasmasaum zurückbleiben, von dem feine Fäden ausgehen, welche die verflüssigte Plasmamasse durchkreuzen und dadurch ein Netzwerk darstellen. Das körnige Protoplasma ordnet sich also teilweise wandständig an, teilweise wird es in Netzform zusammengedrängt. Am besten machen die Fig. 68 und 73 die Anordnung des Protoplasmas deutlich. Rechts in der Fig. 68 sind die Muskelzellen in der Mitte getroffen, wir finden den Kern und die ihn umgebende körnige Plasmaschicht vor; links ist das Ende der Muskelzellen durchschnitten, und wir sehen das wandständige Plasma, von dem aus feine Fäden in Form eines Netzwerkes die Vacuolen durchziehen. Die Fig. 73 führt uns einen Längsschnitt vor, zu dessen Verständnis ich nichts Näheres hinzuzufügen brauche.

In Hinsicht der Fibrillen zeigt die Muskulatur der *Molgula nana* ganz andre Bilder als *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis.* Sahen wir, daß die Fibrillen bei diesen beiden Individuen über das ganze Muskelblatt hinwegzogen, so müssen wir bei *Molgula nana* die Wahrnehmung machen, daß jede Zellenreihe ihre gesonderten Fibrillen besitzt, die spiralig um dieselbe herumlaufen, so daß die Fibrillen der äußeren Schicht diejenigen der inneren unter einem spitzen Winkel zu kreuzen scheinen. Meine Fig. 71 zeigt links vom Strich *a b* die Muskelzellen bei hoher Einstellung, wodurch die Fibrillen der äußeren Fläche zur Ansicht gebracht werden, die alle von ventral hinten nach dorsal vorn streichen, während die rechte Seite der Abbildung die Fibrillen der inneren Fläche der Muskelzellen vorführt, die eine entgegengesetzte Richtung aufweisen, indem sie von ventral vorn nach dorsal hinten verlaufen. Eine Folge der spiralig um die Zellenreihe sich windenden Fibrillen ist natürlich das Auftreten solcher auf der ganzen Peripherie der Zelle, was auf Querschnitten deutlich zu erkennen ist (Fig. 66, 68 usw.).

Diese Tatsachen stimmen also nicht mit meinen Beobachtungen überein, die ich bei den Larven der *Ciona* und *Clavelina* machte.

Jetzt habe ich nur noch über den feineren Bau der Fibrillen einige Worte zu sagen. Betrachtet man die Fibrillen, die übrigens bei *Molgula nana* sehr stark entwickelt sind und bei schwächerem System schon beobachtet werden können, mit $^1/_{18}$ Ölimmersion und Ocular III, so läßt sich mit Leichtigkeit feststellen, daß durch die ganze Länge der Fibrillen ein heller Streifen zieht, der die Vermutung nahelegt, daß die Fibrille aus zweien zusammengesetzt ist (Fig. 72), wie ich es ja auch bei *Clavelina lepadiformis* konstatierte (Fig. 58).

Über das erste Auftreten der Fibrillen läßt sich auch bei *Molgula nana* nichts Bestimmtes angeben; dieses ist eben bei den einzelnen Individuen verschieden, bald treten sie früher, bald später auf. Bis zu dem Stadium, bei dem der Schwanzanhang nur ein halbes Mal um den Körper herumgeht, habe ich niemals an den Muskelzellen Fibrillen feststellen können (Fig. 63). Mithin wird die kontraktile Substanz erst in der zweiten Hälfte der Entwicklung des Ruderorgans von den Muskelzellen ausgeschieden und auch während dieser Periode zu verschiedenen Zeiten.

Lenken wir jetzt unsre Aufmerksamkeit auf die mittlere Zellreihe des Muskelstranges, die wir in einem Stadium verließen, wo sie noch ein gleiches Aussehen zeigte, wie die beiden schon besprochenen (Fig. 63). Allmählich beginnen jedoch die mittleren Zellen sich zurückzubilden, eine Eigentümlichkeit, von der in der Literatur der bisher beschriebenen Ascidien, soweit mir bekannt, kein Analogon beobachtet ist. Ein genauer Zeitpunkt über den Beginn der Rückbildung läßt sich nicht angeben, da hierin gar keine Konstanz zu beobachten ist. Bei dem einen Individuum beginnt die Rückbildung der mittleren Muskelzelle früher, bei einem andern wieder etwas später. In den meisten Fällen beginnt die Rückbildung schon, wenn der Schwanzanhang noch aufgerollt ist, so daß bei einer freien Larve anstatt der Muskelzelle eine dünne Schicht Sarkoplasma und Fibrillen der Chorda aufgelagert erscheinen (Fig. 68). Hier will ich jedoch nicht unerwähnt lassen, daß ich vereinzelt geschwänzte Larven antraf, bei denen die mittlere Zelle noch den äußeren Kontur aufwies.

An der Hand meiner Abbildungen 63, 64, 65, 66 und 68 will ich nun die Rückbildung der mittleren Muskelzelle klarzumachen suchen. In Fig. 63 fanden wir die Zellen der mittleren Reihe den andern Muskelzellen noch vollständig gleichgebildet. Auch auf dem in Fig. 64 gezeichneten Stadium haben wir noch eine intakte Zelle mit körnigem Protoplasma und einem deutlichen Kern; die Zelle selbst erscheint jedoch etwas abgeflacht. Jetzt beginnt das Protoplasma sich aufzulösen. An der Basis besitzt die Zelle noch eine Plasmaschicht, in der der Kern eingebettet liegt (Fig. 65). Immer weiter schreitet die Rückbildung vor, die Membran schwindet, und wir sehen an der Chorda nur noch eine Schicht von Sarkoplasma, von der feine Plasmafäden ausgehen, die bis an das Ectoderm reichen (Fig. 66). Alles dieses sind Vorgänge, die sich meistens in der letzten Zeit des embryonalen Lebens abspielen. Sobald der Embryo frei wird, schwinden auch die Plasmafäden, die bis an das Ectoderm reichen, und wir bemerken an Stelle der ursprünglichen mittleren Zelle nur noch eine dünne Protoplasmalage, die der Chorda eng aufliegt und an der Basis Fibrillen zeigt (Fig. 68).

Infolge der Rückbildung der mittleren Muskelzellreihe wird im Schwanzanhang der *Molgula nana* noch eine dritte und vierte Blutbahn geschaffen, die ebenso wie die über dem Nervenrohr und dem

Entodermfortsatz verlaufenden Blutbahnen mit der primären Leibeshöhle des Rumpfes in Verbindung treten.

Was nun die Fibrillen der mittleren Muskelzelle anbetrifft, so läßt sich darüber folgendes sagen: Die mittlere Muskelzelle erreicht nach meinen Beobachtungen nie die Vollkommenheit der beiden sie seitlich begrenzenden. Sie entwickelt nur an der der Chorda anliegenden Seite Fibrillen (Fig. 64, 65 usw.). Es war mir nicht möglich, auch bei den stärksten Vergrößerungen weder an Querschnitten noch an Längsschnitten an den dem Ectoderm und den den beiden seitlichen Muskelzellen angrenzenden Flächen Fibrillen nachzuweisen. Sollten da doch Fibrillen sein, so bin ich der Ansicht, daß diese nicht kontinuierlich auftreten und so fein sein müssen, daß sie nicht wahrzunehmen sind.

Bei Betrachtung eines Längsschnittes durch den Schwanzanhang bemerkt man bei hoher Einstellung überhaupt keine Fibrillen an der mittleren Zelle (Fig. 71 links), während bei tiefer Einstellung die Fibrillen sichtbar werden, die der Chorda anliegen. Es laufen diese Fibrillen der Längsachse des Schwanzanhanges parallel, und nicht, wie die Fibrillen der beiden seitlichen Muskelreihen, schräg (Fig. 71 rechts).

Oben erwähnte ich schon, daß ich geneigt sei, die Umbildung der Entodermzellen des Schwanzanhanges in amöboide Gebilde als Vorläufer der Metamorphose anzusehen, was natürlich auch für die Verhältnisse bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* gilt. Hier bei *Molgula nana* kommt nun noch die Rückbildung der mittleren Muskelzelle hinzu, was wohl auch als verfrühte Degeneration des Schwanzanhanges anzusehen ist.

Zum Schluß der Betrachtung der Muskulatur von *Molgula nana* möchte ich noch die Frage aufwerfen: Worin findet die frühzeitige Rückbildung der mittleren Muskelzelle ihre Begründung? Ich glaube dieses im folgenden beantworten zu können: Wenn sich die Muskulatur des Schwanzanhanges der *Molgula nana* hauptsächlich durch frühe Rückbildung der mittleren Zelle von den übrigen hier betrachteten Formen auszeichnet, so ist dieser Unterschied wohl mit der Lebensweise der Larve in Zusammenhang zu bringen. Die Larve der *Molgula nana* verläßt erst kurz vor ihrer Festsetzung die Kloakenhöhle und braucht daher den Schwanzanhang fast gar nicht als Ruderorgan. Man kann annehmen, daß das Larvenstadium vor langer Zeit freischwimmend gewesen ist, denn sonst würde wohl überhaupt ein Ruderschwanz nicht angelegt sein. Im Laufe der Zeit hat jedoch die Larve die freischwimmende Lebensweise aufgegeben, so daß jetzt das Fortbewegungsorgan überflüssig ist, was die allmähliche Rückbildung, die uns schon durch die mittlere Muskelzelle angedeutet ist, herbeiführen muß. Daß sich diese Rückbildung gerade zuerst an den Muskelzellen zeigt, ist wohl leicht erklärlich, da diese vollständig außer Funktion gesetzt sind, und das Nichtbrauchen eines Organs bedeutet für dieses einen Rückgang.

Oben erwähnte ich schon, daß der durch die Rückbildung der mittleren Muskelzelle entstandene Raum zwischen Ectoderm und den beiden seitlichen Zellen des Muskelbandes zur Blutbahn würde. Es könnte natürlich auch die Ansicht eine gewisse Berechtigung haben, daß die beiden Blutbahnen, die über dem Nervenrohr und dem Entodermfortsatz liegen, nicht in der Lage sind, den ausgebildeten Schwanzanhang genügend zu ernähren, und daher schafft sich das Individuum Rat und bildet neue Blutbahnen. Aus demselben Grunde wandeln die drei besprochenen Formen auch vielleicht nur den Entodermfortsatz um, damit die Blutbahn erweitert wird und dem sehr schwer zu ernährenden Schwanzanhang die Nahrung besser zugeführt werden kann.

Die Chorda.

Die Achse des Schwanzanhanges wird ebenso wie bei allen andern Ascidienlarven von der Chorda eingenommen, die beim ausgebildeten Individuum in die Leibeshöhle frei hineinragt und ungefähr bis zur Höhe des Darmes reicht. In ihren ersten Entstehungsphasen gleicht sie vollständig der Chordaanlage der beiden oben von mir erwähnten Formen, während die Bildung des homogenen Achsenstranges eine ganz andre Richtung einschlägt.

Bei jugendlichen Embryonen ist die Chorda im Querschnitt aus mehreren Zellen zusammengesetzt, wie dies Fig. 60 zeigt. Im Längsschnitt (Fig. 59) bilden die Chordazellen einen Strang, der aus zwei Reihen von Zellen gebildet erscheint, die sich mit ihren Enden keilförmig ineinander schieben. Wenn der stumpfe Schwanzteil sich in die Länge streckt, verschieben sich die Zellen, bis sie schließlich geldrollenförmig in einer einzigen Reihe hintereinander angeordnet liegen (Fig. 61). Oft findet man noch Zwischenstadien, indem auf einem Längsschnitt durch den Schwanzanhang eines jungen Individuums auf einer Strecke schon die geldrollenförmige Anordnung beobachtet werden kann, während in einem andern Teile die Einkeilung noch nicht zum Abschluß gekommen ist.

Bis hierher ist die Bildung der Chorda vollständig identisch mit der Entwicklung des Achsenstranges der *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis*. Wie wir sahen, traten im weiteren Laufe der Entwicklung bei den beiden zuletzt genannten Individuen an der Grenze je zweier aufeinander folgender Chordazellen, nachdem diese an Länge zugenommen hatten, Vacuolen auf, die mit einer Gallerte angefüllt waren. Die Vacuolen nahmen allmählich so an Umfang zu, daß die einander benachbarten miteinander verschmolzen, wodurch bei *Ciona intestinalis* ein homogener zylindrischer Strang entstand, der von den an die Wand gedrängten ursprünglichen Chordazellen als Chordascheide umgeben wird. Bei *Clavelina lepadiformis* gingen nur wenige Vacuolen ineinander über, so daß ein durch die Länge des Schwanzanhanges ziehender homogener Strang nicht entsteht.

Ganz anders gestaltet sich jedoch die Umwandlung der Chordazellen zu der homogenen Gallertsubstanz bei *Molgula nana*. Nachdem sich der Schwanzanhang in die Länge gestreckt hat, wird der Zellenstrang der Chorda wieder mehrreihig, und es beginnt jetzt in der Mittellinie des Stranges, da wo die einzelnen Zellen zusammenstoßen, eine Umwandlung der Protoplasmasubstanz in eine elastische homogene und resistente Masse (Fig. 67). Diese wird immer größer, und die vorher keilförmigen Zellen des Chordastranges haben jetzt eine abgeflachte Gestalt angenommen und sind zur Chordascheide geworden (Fig. 65, 66 usw.). Es ist also gleichsam ein langer Zylinder entstanden, der mit einer homogenen Substanz erfüllt ist. Einen derartigen Zylinder sehen wir in der Fig. 73, die einen Teil eines Längsschnittes durch den Körperfortsatz der *Molgula nana* darstellt, wiedergegeben; jederseits liegen drei Zellen, die einen stark hervortretenden Kern aufweisen, und zwar liegen die Kerne einander gegenüber, was nicht der Fall sein könnte, wenn die Chorda denselben Bau hätte, wie ich ihn bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* beobachtet habe. Es ist der homogene Strang im Umkreis von mehreren Zellen bedeckt. Dies bestätigt sich bei Betrachtung von Querschnitten. Die Zahl der Zellen ist sehr verschieden, sie schwankt zwischen vier und sieben (Fig. 67 und 68).

Es müssen also, da die Zahl der Zellen in der Chordascheide größer ist als die der scheibenförmigen Chordazellen in jüngeren Stadien, Kern- und Zellteilungen stattgefunden haben, was bei *Ciona* und *Clavelina* nicht der Fall war.

Nach beiden Enden läuft die Chorda spitz zu, und vorn und hinten bildet eine Zelle den Abschluß, ohne sich an der Bildung der homogenen Zentralmasse zu beteiligen.

Aus der Beschreibung, die ich im vorstehenden über den Schwanzanhang der *Ciona intestinalis*, der *Clavelina lepadiformis* und der *Molgula nana* gegeben habe, ersieht man, daß die Ruderorgane dieser drei Arten aus gleichen Teilen aufgebaut sind, wenn auch bei den einzelnen Organen in histologischer Hinsicht kleine Abweichungen zu verzeichnen waren. In allen drei Fällen besteht der Körperfortsatz aus der zentral gelegenen Chorda, die vom Nervenrohr, den beiden Muskelbändern, dem Entodermfortsatz und dem Ectoderm umgeben ist, und dem Flossensaum, der dem Anhang das Aussehen eines Ruderorgans gibt.

Rostock, im Oktober 1903.

Literaturverzeichnis.

1. M. Milne Edwards, Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. Mémoires de l'Académie Royale des sciences de l'Institut de France. Tome XVIII. Paris 1842.
2. P. J. van Beneden, Recherches sur l'embryologie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mémoires de l'Académie Royale de Belgique. Vol. XX. 1846.
3. Krohn, Über die Entwicklung der Ascidien. Müllers Archiv für Naturgeschichte 1852.
4. A. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Serie. Tome X. No. 15. 1866.
5. Elias Metschnikoff, Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien. Bulletin de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. Tome XIII. 1869.
6. C. Kupffer, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Briefliche Mittheilung an Max Schultze. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. V. 1869.
7. —— Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. VI. 1870.
8. M. Ganin, Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.
9. A. Kowalevsky, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. VII. 1871.
10. El. Metschnikoff, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Diese Zeitschrift. Bd. XXII. 1872.
11. C. Kupffer, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. VIII. 1872.

12. ALFRED GIARD, Etude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome I. Paris 1872.

13. ÉDOUARD VAN BENEDEN, Existe-t-il un Coelome chez les Ascidies? Vorläufige Mittheilung. Zoologischer Anzeiger. IV. Jahrg. Nr. 88. 1881.

14. OSWALD SEELIGER, Die Entwicklung der socialen Ascidien. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XVIII. Neue Folge Bd. XI. 1884/85.

15. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis. Sitzungsberichte der kaiserlich-königlichen Akademie der Wissenschaften. Bd. LXXXV. Heft V. 1882.

16. E. VAN BENEDEN et CHARLES JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Archives de Biologie. Tome VI. 1886.

17. L. CHABRY, Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journal de l'Anat. et de la Physiol. Tome XXIII. 1887.

18. M. v. DAVIDOFF, Über die ersten Entwicklungsvorgänge bei Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. Anat. Anzeiger. II. Jahrg. 1887.

19. —— Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. II. Abschnitt. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Keimblätter. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. IX. 1889—1891.

20. W. SALENSKY, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma. Biologisches Centralblatt. Bd. X. 1890—1891.

21. —— Über die Entwicklung von Diplosoma Listeri. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. XI. S. 368—474. 1895.

22. —— Über die Entwicklung von Didemnum niveum. Ibid. Bd. XI. S. 488 bis 630. 1895.

23. W. E. CASTLE, The Early Embryology of Ciona intestinalis Flemming. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College. Vol. XXVII. No. 7. January 1896.

24. W. DÖMITZ, Über die sogenannte Chorda der Ascidienlarven und die vermeintliche Verwandtschaft von Wirbellosen und Wirbelthieren. Archiv für Anatomie, Physiologie und Medicin. 1870.

25. H. REICHERT, Zur Anatomie des Schwanzes der Ascidienlarven. Physikalische Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1845.

26. VAN BENEDEN et JULIN, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. Archive de Biologie. Tome V. 1884.

27. FERNAND LAHILLE, Contributions à l'étude anatomique et Taxonomique des Tuniciers. Thèses présentées à la Faculté des sciences de Paris pour obtenir le grade de Docteur ès sciences naturelles. 1890.

28. OSKAR HERTWIG, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaften. Bd. VII. 1873.

29. GUSTAF RETZIUS, Die Muskelfasern von Appendicularia. Biologische Untersuchungen. 2. Muskelfibrillen und Sarcoplasma. Neue Folge I. 1890.

30. H. de Lacaze-Duthiers, Recherches sur l'organisation et l'Embryogénie des Ascidies (Molgula tubulosa). Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Tome LXX. May 30. 1870.

31. F. L. S. Albany Hancock, On the Larval State of Molgula; with Descriptions of several new Species of Simple Ascidians. The Annals and Magazine of natural history. Vol. VI. Fourth series. 1870.

32. H. de Lacaze-Duthiers, Les Ascidies simples des côtes de France. Première Partie. Archives de zoologie expérimentale et générale. Tome III. 1874.

33. —— Histoire des Ascidies simples des côtes de France. Deuxième Partie. Ibid. Tome VI. 1877.

34. H. Klaatsch, Über Kernveränderungen im Ectoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXIII. Heft 1. 1895.

35. M. A. Pizon, Histoire de la Blastogénèse chez les Botryllidés. Annales des sciences naturelles. Tome XIV. 1892.

36. A. Kowalevsky, Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XXXVIII. No. 10. 1892.

37. van Beneden et Julin, La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. Archives de Biologie. Tome V. 1884.

38. Alfred Giard, Note sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies. Association française pour l'avancement des sciences Congrès de Lille 1874. Au secrétariat de l'association.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

aov, Abortiveier (Testazellen);
bl, Blastoporus;
ch, Chorda;
d, Darm;
ect, Ectoderm;
en, Entoderm;
enf, Entodermfortsatz des Schwanzanhanges;
fmz, freie Mesodermzellen;
h, hinten;
mdw, Medullarwulst;
mz, Mesodermzellen noch im Zusammenhang;
np, Nervenplatte;
nr, Nervenrohr;
nrn, Nervenrinne;
nz, Nervenzellen;
rg, Rumpfganglion;
sm, Schwanzmuskel;
t, Cellulosemantel;
tz, Zellen des Mantels;
ud, Urdarmhöhle;
v, vorn.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Zeissschen Zeichenapparate entworfen. Mit Ausnahme der Fig. 40—45, bei deren Untersuchungen ein Seibertsches Mikroskop benutzt wurde, sind alle Abbildungen unter Hinzuziehung eines Zeissschen Mikroskops entstanden. Die Tubuslänge betrug 17 mm. Bei jeder Figur ist die Vergrößerung, unter welcher das Präparat gezeichnet ist, angegeben.

Die histologischen Details sind mit Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergrößerung 1335 kontrolliert.

Bei den Fig. 1—35 ist der Follikel fortgelassen, wo dieses sonst noch geschehen ist, habe ich es jedesmal erwähnt.

Die Zeichnungen sind so orientiert, daß die dorsale Seite dem Beschauer abgewandt liegt.

Tafel I.

Die Fig. 1—13 beziehen sich auf Embryonen der *Ciona intestinalis*.

Fig. 1. Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo mit eben geschlossenem Blastoporus. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 2—6. Querschnitte durch einen Embryo mit nahezu geschlossenem Blastoporus, etwas jünger als das in Fig. 1 dargestellte Stadium.

Fig. 2—4 zeigen uns den vierten, sechsten und achten Schnitt der Serie, die alle vom Blastoporus aus nach vorn liegen. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergrößerung 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 5. Querschnitt, durch den Blastoporus gehend, neunter Schnitt. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 6. Querschnitt durch das hinterste Ende des Embryo. Oc. I. Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 7—9. Querschnitte aus einer Serie durch ein Stadium mit vollständig geschlossenem Blastoporus; etwas älter wie der in Fig. 1 wiedergegebene Embryo. Beginn des Schlusses der Nervenrinne.

Fig. 7. Querschnitt durch das vordere Ende, Schnitt 7. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 7*a*. Schnitt 10 der Serie. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 8. Querschnitt durch das hintere Ende, Schnitt 13; Darmlumen noch vorhanden. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 9. Querschnitt durch das hintere Ende, Schnitt 14. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 10—13. Schnitte durch den dorsalen Teil eines Embryo mit zur Hälfte geschlossener Medullarrinne, zur Demonstrierung der Bildung des Nervenrohres. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ μ. Fig. 10 ist der 7. Schnitt, Fig. 11 der 9., Fig. 12 der 11., Fig. 13 der 14.

Fig. 14. Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Molgula nana* mit noch offenem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ.

Tafel II.

Alle Figuren (Fig. 15—26) gehören zu einem Embryo von *Molgula nana*.

Fig. 15—20. Querschnitte aus einer Serie eines Embryo von dem Stadium der Fig. 14.

Fig. 15—18. Diese Schnitte liegen vor dem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ. Fig. 15 ist der fünfte, Fig. 16 der siebente, Fig. 17 der neunte, Fig. 18 der elfte Schnitt der Serie.

Fig. 19. Querschnitt durch die Mitte des Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ. Schnitt 14.

Fig. 20. Querschnitt durch das hintere Ende des Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ. Schnitt 14.

Fig. 21—24. Querschnitte durch das hintere Ende eines Embryo, etwas älter wie der in Fig. 14 abgebildete.

Fig. 21. Der Schnitt liegt vor dem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 22. Der Querschnitt geht durch den Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 23 u. 24. Diese Schnitte liegen hinter dem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 25 u. 26. Querschnitte einer Serie durch einen Embryo mit vollständig geschlossenem Blastoporus und zur Hälfte geschlossener Nervenrinne. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke $7^1/_2$ μ. Fig. 25 ist der 9., Fig. 26 der 13. Schnitt.

Tafel III.

Fig. 27—30 stellen uns den 15., 17., 18 und 30. Schnitt dar desselben Präparates, das den Fig. 25 u. 26 zugrunde liegt.

Fig. 31—35. Querschnitte durch den dorsalen Teil eines Embryo mit zur Hälfte geschlossenem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 36—50 beziehen sich auf Embryonen und Larven der *Ciona intestinalis.*

Fig. 36. Frontalschnitt durch das hintere Ende eines birnförmigen Embryo. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. II, Obj. F, Vergr. 485. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 37. Querschnitt durch das hintere Ende eines Embryo des Stadiums der Fig. 36. Der Follikel ist nicht gezeichnet. Oc. II, Obj. V, Vergr. 485. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 38. Stück eines Längsschnittes durch den Schwanzanhang parallel zum Nervenrohr eines Embryo mit etwas ausgebildetem Schwanz. Oc. II, Obj. F, Vergr. 485. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 39. Querschnitt durch den Schwanzanhang eines ebenso alten Embryo. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke $7^1/_2$ μ.

Fig. 40, 41. Querschnitte durch die Rückenregion des hinteren Teiles des Körperabschnittes einer freischwimmenden Larve. Der Cellulosemantel ist weggelassen.

Fig. 40. Der Querschnitt geht durch die Mitte des Rumpfganglions. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 41. Der Querschnitt trifft das Ende des Rumpfganglions. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 42—45. Querschnitte durch den Schwanzanhang einer freien Larve.

Fig. 42. Querschnitt durch den Larvenschwanz in unmittelbarer Nähe des Körperabschnittes. Der Cellulosesaum ist weggelassen. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergrößerung 886. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 43. Querschnitt durch die mittlere Region des Schwanzanhanges derselben Larve. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 44 u. 45. Querschnitte durch das Schwanzende. Bei Fig. 44 ist nur die eine Hälfte wiedergegeben. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 46. Die Schwanzmuskulatur mit ihren Fibrillen. Die rechte Hälfte zeigt die Fibrillen der äußeren Muskelfläche, die linke die Fibrillen der inneren Schicht. Der Flossensaum ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385, Totalpräparat.

Fig. 47. Fibrillen der Schwanzmuskulatur von der Fläche gesehen, bei starker Vergrößerung. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Totalpräparat.

Fig. 48. Optischer Längsschnitt durch einen Teil des Larvenschwanzes, um die Bildung der Chorda zu zeigen. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Totalpräparat.

Fig. 49. Optischer Längsschnitt durch ein Schwanzstück einer etwas älteren Larve. Der Flossensaum ist nicht wiedergegeben. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385, Totalpräparat.

Fig. 50. Eine Partie des Ruderorgans als optischer Längsschnitt einer noch älteren Larve. Celluloseschicht nicht gezeichnet. Oc. I, Obj. F, Vergr. 355. Totalpräparat.

Tafel IV.

Fig. 51—58 beziehen sich auf Embryonen und Larven der *Clavelina lepadiformis.*

Fig. 51. Frontalschnitt durch das hintere Ende eines Embryo. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 52. Querschnitt durch das hintere Ende eines birnförmigen Embryo, etwas älter als das Stadium der Fig. 51. Der Follikel ist nicht wiedergegeben. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 53. Ein zum Nervenrohr parallel laufender Längsschnitt des Schwanzanhanges eines Embryo mit etwas ausgebildetem Schwanz. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 54. Querschnitt durch den Schwanzanhang eines ebenso alten Embryo. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 55. Querschnitt durch den dorsalen Teil einer freischwimmenden Larve, in der Höhe des Rumpfganglionendes. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 885. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 56. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges eines alten Embryo. Der Cellulosemantel ist nicht gezeichnet. Oc. III, Obj. F, Vergr. 885. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 57. Querschnitt durch das Ende des Schwanzanhanges eines alten Embryo. Der Flossensaum ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 885. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 58. Fibrillen der Muskulatur in der Flächenansicht. Oc. III, Obj. F, Vergr. 1335. Totalpräparat.

Fig. 59—76 beziehen sich auf Embryonen und Larven der *Molgula nana.*

Fig. 59. Frontalschnitt durch das birnförmig ausgezogene Ende eines Embryo. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 7½ μ.

Fig. 60. Querschnitt durch diesen Körperteil. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 7½ μ.

Fig. 61. Längsschnitt parallel zum Nervenrohr des Schwanzanhanges eines Embryo mit etwas ausgebildetem Ruderorgan. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 62. Querschnitt durch den Schwanzanhang eines solchen Stadiums. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 63. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges eines Stadiums,

dessen Schwanz ein halbes Mal um den Körper herum reicht. Der sich bildende Flossensaum ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 64. Querschnitt durch die mittlere Region des Körperfortsatzes eines Embryo mit vollständig ausgebildetem Schwanz. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 65. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges eines etwas älteren Embryo, wie der der vorigen Zeichnung zugrunde liegende. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 7½ μ.

Fig. 66. Querschnitt durch den mittleren Teil des Ruderorgans einer freien Larve. Der Flossensaum ist nicht gezeichnet. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 67. Querschnitt durch die Rückenregion des hinteren Rumpfabschnittes; er trifft die Mitte des Ganglions. Cellulosemantel, Ectoderm und Darmepithel sind weggelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 68. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges einer freien Larve, die der Festsetzung nahe ist. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 7½ μ.

Fig. 69, 70. Querschnitte durch das Ende des Schwanzanhanges. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 71. Teil eines Längsschnittes durch den Schwanzanhang einer freischwimmenden Larve. Links von der Linie *a b* der Verlauf der Fibrillen der dem Ectoderm anliegenden Schicht der Muskelzellen, rechts die Fibrillen der der Chorda zugewandten Fläche. Der Flossensaum ist nicht wiedergegeben. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 72. Fibrillen der Muskulatur des Schwanzanhanges im Flächenpräparat. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 73. Längsschnitt durch den Schwanzanhang parallel zum Nervenrohr. Der Flossensaum ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 74. Flächenansicht eines Teils des dem Nervenrohr anliegenden Ectoderms des Schwanzanhanges von der dorsalen Seite gesehen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Totalpräparat.

Fig. 75 *a—h*. Einige Zellen des Schwanzectoderms bei starker Vergrößerung. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Totalpräparat.

Fig. 76. Optischer Längsschnitt des Ectodermendes des Schwanzanhanges. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Totalpräparat.

Beiträge zur Kenntnis des histologisch-anatomischen Baues des weiblichen Hundeflohes (Pulex canis Dugès s. Pulex serraticeps Taschenberg).

Von

Dr. **M. Laß**
(Berlin).

Mit Tafel V und VI.

Einleitung.

Die systematische Stellung der Puliciden kann auch heute noch nicht als sichergestellt betrachtet werden. Weist doch schon die Kenntnis des histologisch-anatomischen Baues, noch mehr die Entwicklungsgeschichte erhebliche Lücken auf. Es war meine Absicht die postembryonale Entwicklung der weiblichen Sexualorgane einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, aber schon ein eingehenderes Studium der Morphologie dieser Teile bewies mir, wie wenig unsre Kenntnis auf diesem Gebiete als abgeschlossen betrachtet werden darf. Die gleiche Unklarheit zeigt die Literatur über die Zählung der Segmente. Ich glaubte deshalb von meinem Studium der postembryonalen Entwicklung der Sexualorgane vor der Hand absehen zu müssen. Meine Arbeit beschränkt sich deshalb auf die Morphologie der Larve und Puppe und auf eine Beschreibung des Baues der Geschlechtsteile des ausgebildeten weiblichen Insekts. Daneben hoffe ich einen Beitrag zur Segmentierungsfrage an der Hand ontologischen Materials bringen zu können.

Methoden.

Ehe ich auf meine eigentliche Arbeit eingehe, scheint es mir angebracht, einige Worte über die angewandten Konservierungsmethoden vorauszuschicken; denn ich stieß bei der Konservierung meines Materials auf unerwartet große Schwierigkeiten. Bei den Larven und Puppen gelang mir die Konservierung bald. Ich tötete sie, indem ich sie mit einem Gemisch aus konzentrierter Sublimatlösung und absolutem Alkohol von 55—60° C übergoß. Nach 5—10 Minuten stach ich sie mit einer feinen Nadel an, brachte sie in 43%igen Alkohol und konservierte sie weiter. Auch mit Wasser von 50—60° C habe ich gute Präparate erlangt. Die Larven boten bei der Konservierung insofern einige Schwierigkeit, als sie häufig, wohl infolge der vielen Borsten, von der Flüssigkeit gehoben wurden und an der Oberfläche schwammen, oft nützte auch starkes Schütteln der Flüssigkeit nicht, sie kamen immer wieder an die Oberfläche und waren später unbrauchbar, da die Konservierungsflüssigkeiten in sie nicht eingedrungen waren.

Ungleich größer waren die Schwierigkeiten bei den ausgewachsenen Tieren, sowohl bei der Konservierung, als auch später beim Schneiden. Auch sie schwammen meist beim Übergießen mit der 60°igen Sublimatalkohollösung auf der Flüssigkeit, wahrscheinlich veranlaßt durch die kompresse Gestalt und das harte Chitin, durch das die Flüssigkeiten nur schwer dringen können. Wenn es auf diese Weise wirklich gelang brauchbare Präparate zu erzielen, so waren sie doch zur Bearbeitung durchaus nicht zu verwenden. Beim Schneiden mit dem Mikrotom waren es besonders der Kopf und die Thorakalringe, sowie das Tergit des neunten Segments, »die Sinnesplatte«, die die Schwierigkeiten boten; diese Teile splitterten fast immer fort und zerstörten das Präparat. Kopf und Thorax trennte ich dann ab, da ich sie für meine Arbeit nicht gebrauchte. Es blieb mir aber die Sinnesplatte. Ich versuchte es mit einigen das Chitin erweichenden Mitteln, z. B. Eau de Javelle (unterchlorigsaures Kali), mit der Henningsschen Flüssigkeit, bestehend aus:

konzentrierter Salpetersäure	16	Teile
0,5%ige Chromsäure	16	»
60%iger konzentrierter Sublimatalkohol	24	»
50%iger Pikrinalkohol	24	»
absoluter Alkohol	30	»
	110	Teile

Die Erfolge waren ziemlich gleich; das Präparat schnitt sich zwar leicht, doch war der feinere, histologisch-anatomische Bau an den Schnitten nicht zu studieren, die Organteile waren zu sehr zerstört. Zur Herausnahme einzelner Organe aus dem Körper der Imago bediente ich mich der von Landois empfohlenen Moleschottschen Flüssigkeit (starke Essigsäuremischung):

Essigsäure 60% konzentr. 20 ccm
Alkohol 95% . . . . . . 20 ccm
Wasser . . . . 100 ccm.

Durch dieselbe werden die bindegewebigen Teile sehr stark angegriffen, so daß sich das Chitin entfernen läßt. Es ist mir durch diese Präparation gelungen, einige von Landois gemachte Fehler aufzudecken. Zu Schnitten waren aber auch diese Präparate nicht geeignet. Das Chitin schneidet sich nach Behandlung mit der Flüssigkeit leicht, aber die Organteile sind unbrauchbar.

Zuletzt fand ich in der Mischung einer konzentrierten Sublimatlösung zu gleichen Teilen mit absolutem Alkohol und einem Zusatz von 2% konzentrierter Essigsäure, bei 55—60° C angewandt, eine für Flöhe sehr geeignete Konservierungsmethode. Ich verdanke meine besten Präparate dieser Konservierung. Den Kopf und Thorax habe ich immer entfernt, es schnitt sich aber bei dieser Methode die Sinnesplatte ziemlich gut, so daß es mir gelungen ist, zum Teil den feineren Bau der Sinneszellen studieren zu können.

Zum Färben gebrauchte ich: Alaunkarmin, Boraxkarmin und auch Hämatoxylin (Grenacher).

Die feinsten Serienschnitte, die ich durch das Abdomen der Imago erzielte, waren 8 μ stark, von den Larven und Puppen habe ich 6 μ Schnitte bekommen.

Biologische Beobachtungen an Pulex canis Dugès (s. serraticeps Taschenberg), Pulex gallinae Bouché und Typhlopsylla musculi Dugès.

Zu meiner Arbeit benutzte ich zunächst Taubenflöhe, *Pulex gallinae* Bouché, die ich gleichzeitig in allen Entwicklungsstadien in Vogelnestern vorfand und alsbald konservierte. Leider zeigten sich die Präparate zum Studium des histologisch-anatomischen Baues infolge ungenügender Konservierung unbrauchbar.

Der Rest des lebenden Materials konnte nicht mehr verwertet werden, da die Larven, vermutlich infolge zu trockener Haltung, in wenigen Tagen starben.

Ich mußte an die Beschaffung neuen Materials denken, was sich aber unerwartet schwierig gestaltete. Alle von mir zu diesem Zwecke bei zahlreichen Taubenzüchtern der näheren und weiteren Umgebung Berlins angestellten, nicht immer ganz mühelosen Nachforschungen, führten zu meinem größten Bedauern zu keinem Erfolge. Einen Grund für das sporadische Auftreten des *Pulex gallinae* vermag ich um so weniger anzugeben, als ein großer Teil der von mir durchstöberten Taubenschläge sehr unrein waren und mithin nach meinen Erfahrungen für das Auftreten des *Pulex gallinae* als günstig bezeichnet werden mußten.

Als ich sah, daß meine Bemühungen, *Pulex gallinae* zu bekommen, erfolglos waren, versuchte ich es mit *Pulex canis* Dugès s. *Pulex serraticeps* Taschenberg (29). Diese sammelte ich an Kadavern von Hunden, die mir in großer Menge in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurden. Ich sammelte die Flöhe von den Haarspitzen der im Erkalten begriffenen Kadaver. Die ersten Male bemerkte ich bei Sichtung des Materials ein starkes Überwiegen der Weibchen (auf 100 Weibchen zählte ich etwa 6 Männchen), später fand ich, daß die Zahl der Weibchen und Männchen die gleiche ist, nur ist es bedeutend schwerer die Männchen zu bekommen, weil sie nur ungefähr halb so groß sind als die Weibchen, weil sie länger als diese am Kadaver bleiben, und weil sie sich auch an den Haarspitzen auffallenderweise fester zu halten vermögen.

Die Züchtung der zu verwendenden Entwicklungsstadien stellte ich in einem Glaskasten an (Aquarienglas). In einer etwa 1 cm hohen Schicht von Sägemehl gelang es bei täglicher, regelmäßiger Besprengung die Imagines etwa 10 Tage lebend zu erhalten. Sie starben an Nahrungsmangel. Auch die so gewonnenen Larven konnten mangels geeigneten Futters nur wenige Tage am Leben erhalten werden. Auch Versuche mit einem Gemisch aus fein pulverisiertem Fleisch und Reis hatten noch nicht den Erfolg, die Larven bis zur Verpuppung zu bringen, ebensowenig der Zusatz von defibriniertem Blute.

Puppen erhielt ich erst, als ich in einer Mischung von Kehricht mit Sägemehl ein geeignetes Futtermittel gewann, allerdings nur in recht beschränkter Zahl im Verhältnis zu der der eingesetzten Flöhe.

Für die Aufzüchtung erwies sich ein bestimmter Feuchtigkeitsgrad als unumgängliche Lebensbedingung. Extreme nach der einen oder andern Seite hatten das baldige Absterben der Larven zur Folge. Dagegen gelang mir das Erhalten der Imagines auf längere Zeit nicht. Versuche, die Imagines mit defibriniertem Blute zu füttern, hatten keinen Erfolg.

Meine Versuche, den Hundeflöhen in einer lebenden, weißen Maus einen Ersatz für ihren eigentlichen Wirt zu geben, mißlangen wider Erwarten völlig, denn die Flöhe vermochten nicht sich den veränderten Lebensbedingungen anzupassen. Sie sind wegen ihrer Größe, geringen Beweglichkeit gegenüber den Mäuseflöhen nicht in der Lage durch den feinen und dichten Pelz bis auf die Haut zu dringen, und werden deshalb, wie mehrfache Versuche gezeigt haben, von den Mäusen ebenso gewandt wie schnell getötet. Auch trägt dazu der Umstand bei, daß der Hundefloh nicht in der Lage ist, sich an den feinen Haaren der Mäuse festzuhalten, während dagegen *Typhlopsylla musculi* Dugès infolge seines im Vergleich zum Hundefloh äußerst elastischen Körpers aus dem dichten und feinen Pelz sehr schwer zu entfernen ist.

Diese Beobachtungen bieten ein Beispiel, wie selbst scheinbar geringe und unwichtige morphologische Unterschiede nahe verwandter Species von großer physiologischer Bedeutung sein können.

Als eine vortreffliche Form für die Materialgewinnung betrachte ich die Züchtung von Mäusen. Durch die starke Vermehrung der Mäuse wird die Züchtung der Flöhe erleichtert, man findet die Larven in großen Mengen in und um die Nester herum.

Als Material für meine Arbeit habe ich nur Hundeflöhe benutzt, während die Tauben- und Mäuseflöhe, deren Bau nur wenig vom Hundefloh abweicht, nur vergleichsweise herangezogen wurden.

Von den Hundeflöhen habe ich einzelne Weibchen in Reagensgläschen isoliert und sie darin bis zu ihrem Tode gehalten. Ich habe meist je sechs bis acht Eier von ihnen erhalten, häufig weniger, niemals aber über acht. Nach 6—8 Tagen erhielt ich dann aus den Eiern die ersten jungen Larven. Die Larvenzeit ist sehr verschieden, je nach der Wärme und der Nahrung, die die Larven bekommen, sie währt im Sommer 2—3 Wochen.

Im Winter ist es mir trotz der Wärme in der Nähe des Ofens überhaupt nicht gelungen Imagines zu züchten. Ähnliche Resultate hat auch schon ROESEL (27) veröffentlicht. Aus diesen Mitteilungen ist zu ersehen, wie schwer es ist, Flöhe unter künstlichen Bedingungen, d. h. ohne das natürliche Wirtstier, zu züchten.

Im Anschluß hieran möchte ich hervorheben, daß das Auffinden der Eier und Puppen schwierig ist. Die kleinen Eier teilen ihre zarte, weiße Färbung mit vielen Staubpartikelchen ihrer Umgebung, den Zerfallsprodukten von Federn, Haaren und Hautteilchen. Die Puppen liegen in einem aus denselben Massen gefertigten Kokon und werden in der Regel erst durch Zerreißen des letzteren erkennbar.

Schon LEEUWENHOECK hat in einer an die Société royale de Londres 1693 gerichteten Schrift ähnliche Resultate veröffentlicht. Nach seinen Mitteilungen starben die Imagines nach wenigen Tagen.

Um sie am Leben zu erhalten, hat er sie an seinem Arm saugen lassen, er konnte sie so längere Zeit erhalten und »von einigen viele Eier bekommen«. Die jungen Larven hat er mit Fliegenleichen gefüttert und sie bis zur Verpuppung verfolgen können.

J. Künckel (19) sagt: »Je tentai l'éducation de ces larves (*Pulex felis*), mais je ne réussis pas, la pièce où elles étaient conservés était probablement trop froide.«

Er gibt an, daß er drei im Winterschlaf liegende Siebenschläfer ganz voll von Flöhen gefunden habe. Auch einen Hund, der Tag und Nacht meist still auf einem Lager von Sägespänen und Laub lag, fand er mit Flöhen besät. Er hat von letzteren Eier bekommen und sagt ganz kurz: »Ich konnte die Larven, die aus den Eiern herauskamen, aufziehen.« Ob er sie bis zur Verpuppung bekommen hat, ist nicht angegeben.

Aus den oben angeführten Beispielen ist ersichtlich, daß die Flöhe selbst die Wärme lieben und sich am besten entwickeln, wo Warmblütler genötigt sind lange Zeit auf ein und derselben Stelle zu verweilen, z. B. Vogelnester, Säugetierbaue usw. Hier finden auch die Larven in dem meist weichen, zum Auspolstern des Baues benutzten Material, in dem sich die Exkremente der Imagines selber, dann Fäces der jungen Individuen und andrer Unrat anhäufen, ausgiebige Nahrung, Wärme und genügende Feuchtigkeit, um sich in möglichst kurzer Zeit ohne Verluste entwickeln zu können.

In neuerer Zeit sind in Amerika von W. J. Simmons nach Angaben von Howard und Marlatt mit Hundeflöhen Züchtungsversuche angestellt worden.

Simmons fand die Eier auf einem Tuch, auf dem ein Hund geschlafen hatte, zwischen Staub und Haaren liegend. Die Larven sollen in etwa 50 Stunden aus den Eiern kommen, in 7 Tagen anfangen einen Kokon zu spinnen, 8 Tage als Puppen liegen, so daß in 14 Tagen die ganze Metamorphose vollendet wäre.

Etwas länger ist die Dauer der Metamorphose nach der Beschreibung von Howard und Marlatt (9). Es werden von ihnen mehrere Reihen von Versuchen beschrieben, die ich kurz wiedergeben möchte, und die ich der Übersichtlichkeit und Kürze halber in eine Tabelle gebracht habe.

Von den ersten Versuchen wurden zwei in einem großen und zwei in einem kleinen Glasgefäß angestellt. Bei Versuch I und II wurde der Boden der Gefäße zuerst mit einer Lage Sand bedeckt, worauf eine Lage Sägemehl geschüttet wurde, das wiederum mit »guter Erde«

Zusammenstellung der Zuchtversuche.

Versuch Nr.	Angabe des Gefäßes	Eier gesammelt am	Larven ausgeschlüpft	Larven I. Häutung	Larven II. Häutung	Beginn des Kokonspinners	Puppe	Imago	Bemerkungen
I.	Kleines Glasgeräß	27. VI.	—	—	—	—	—	—	Am 11. VII. waren alle Larven tot, wahrsch. ohne eine Häutung
II.	großes	27. VI.	—	—	—	—	—	—	
III.	kleines Geräß trocken gehalten	6. VII.	8. VII.	9. VII.	nicht beobachtet	15. VII. eine Larve 21. VII. eine Larve	19. VII. 2. VIII.	22. VII. 9. VIII.	Alle andern Larven starben Ende Juli. Eine Larve begann noch am 30. zu spinnen.
IV.	großes Geräß naß	6. VII.	8. VII.	—	—	—	—	—	Am 10. VII. alle Larven tot.
V.	nicht angegeben	11. VII. 15 Eier	13. VII. 15 Larven	16. VII. 11 von den Larven	18. VII. 5 häuteten zum 2. Male	23. VII. eine Larve	—	—	Am 23. VII. waren nur noch 7 Larven übrig. Am 8. VIII. starben d. letzten Larven.
VI.	nicht angegeben	15. VII.	17.—18. VII.	21. VII. einige Larven		1. VIII. eine Larve 3. VIII. zwei Larven 6. VIII. zwei Larven	— 7. VIII. eine Larve ohne Kokon	7. VIII. eine Imago 12. VIII. eine Imago	Es sind einige Imagines ausgekommen ohne Ang. des Datums. Die meisten Larven starben.
VII.	nicht angegeben	20. VII.	21. VII.	24. VII. eine Larve	26. VII. eine zweite Häutung 27. VII. 3 zweite Häutungen	27. VII. eine Larve 29. VII. drei Larven 30. VII. viele Larven 2. VIII. viele Kokons werden gef.	30. VII.	14. VIII. eine Imago	Die Puppen dieses Versuches wurden getötet. Anscheinend starben auch hierbei viele Larven.

bedeckt wurde. Die Eier selbst wurden zwischen zwei Lagen Löschpapier gelegt. Nach dem Ausschlüpfen waren die Larven alle durch die Schicht der »guten Erde« hindurch in die Sägemehlschicht gekrochen.

Bei Versuch III und IV wurden die beiden Gefäße mit einer Schicht getrockneter Brotkrume, gemischt mit getrocknetem Blute, versehen. Bei den andern Versuchen ist nicht angegeben, ob die Züchtung in dem großen oder kleinen Gefäß vorgenommen worden ist, auch ist das Gemisch, in dem sie lebten, nicht näher bezeichnet worden. Bei Versuch III und IV wurden die Gefäße mit einem Glasdeckel verdeckt, Nr. III wurde ganz trocken gehalten, Nr. IV dagegen angefeuchtet.

Aus den Resultaten der Versuche schließen die Autoren: »that an entire generation may develop in little more than a fortnight«. Mir will selbst nach den angegebenen Daten die Dauer der Metamorphose länger erscheinen, denn es ist nur im Versuch Nr. III eine Imago in »wenig mehr als 14 Tagen« ausgekommen. Alle andern Larven haben zur Entwicklung eine längere Zeit gebraucht. Es sind diese Versuche außerdem in der heißesten Hochsommerzeit ausgeführt worden, in der sich die Tiere am schnellsten entwickeln. Es wird sogar das Sterben der Larven in Versuch Nr. V auf die große Hitze zurückgeführt, denn es heißt: »July 19 the weather was extremely warm and a number of the larvae died, July 20 the heat continued, and more died«. Ihnen ist die absolut kürzeste Zeit, in der sich die Metamorphose vollzogen hat, maßgebend gewesen. Wenn wir weiter die Jahreszeit mit in Betracht ziehen, so müssen wir sicher eine längere Dauer für die Metamorphose der Flöhe annehmen. Schon die Dauer für das Ausschlüpfen der Larven aus den Eiern scheint mir etwas zu kurz angegeben. Bei mir kamen die ersten jungen Larven 5—6 Tage nach der Eiablage aus dem Ei. Es wird in den Angaben nur immer der Tag des Sammelns der Eier angegeben, nicht aber der Tag der Eiablage. Die Eier können schon zwischen den Haaren des Wirtstieres mehrere Tage sich befunden haben, ehe sie auf das Tuch gefallen sind, von dem sie aufgelesen wurden. Die Eier sollen einfach zwischen den Haaren des Wirtstieres abgelegt werden, ohne an denselben festzusitzen. Nach andern Autoren sollen die Eier an den Haaren angeheftet werden. Ich habe gefunden, daß die Eier an den Haaren meist sehr fest sitzen, so daß sie schwer von denselben loszulösen sind und leicht dabei zerdrückt werden. Die Schale der Floheier hat eine klebrige Oberfläche, so daß sie auf ihrer Unterlage leicht anhaften. Die Tage des Auffindens der Eier auf dem Tuche scheinen mir für das wirkliche Alter der Eier nicht maßgebend zu sein. Für meine Ansicht spricht auch der Befund von BALBIANI (1), der die Entwicklung des Embryo im Ei des Katzenflohs verfolgt hat, und die Eier während mehrerer Tage hat untersuchen können, ehe die junge Larve die Eihülle sprengte.

Die andern Autoren, wie ROESEL, LEEUWENHOECK usw., die eine längere Entwicklungsperiode angeben, haben die Zuchtversuche wohl meist in einer kühleren Jahreszeit angestellt. Im Durchschnitt währt meines Erachtens der Zeugungskreis 4—6 Wochen, wie es auch die meisten Autoren angeben. Im übrigen lehren die Versuche im großen und ganzen das, was ich oben gesagt habe. Die Larven sind sehr hinfällig, hält man sie zu naß, so sterben sie sehr bald ab, ebenso empfindlich sind sie aber auch gegen trockene Wärme. Etwas Feuchtigkeit ist ihnen Bedürfnis.

Die größte Schwierigkeit liegt in der Aufzucht der Larven, denn es gelingt leicht aus den Eiern junge Larven zu erzielen und ebenso leicht ist es aus einer Puppe eine Imago zu bekommen; diese beiden Stadien der Metamorphose überwinden die Tiere meist ohne Gefahr, als Larven aber sind sie sehr hinfällig. Auch bei HOWARD und MARLATT heißt es: »that it is not difficult to destroy this flea in its early stages is shown by the difficulty we have had in rearing it, but to destroy the adult fleas is another matter«.

Es wird für die Schwierigkeit der Züchtung noch ein andrer Grund angegeben: »Flea larvae will not develop successfully in situations where they are likely to be disturbed.« Hierin muß auch ich den beiden Autoren recht geben, ich glaube sicher, daß die im Interesse der Untersuchung unvermeidlichen Störungen für die Züchtung sehr nachteilig sind.

Nach meinen Beobachtungen verhalten sich die lichtscheuen Larven unter normalen Bedingungen ziemlich ruhig, im Gegensatz zu den äußerst lebhaften, angestrengten Bewegungen, durch die sie sich bei Störungen dem Tageslicht zu entziehen suchen. Sie sind trotzdem, wie auch HOWARD und MARLATT angeben (»they also need plenty of air«) sehr luftbedürftig, denn sie sterben in einem verschlossenen Behälter sehr schnell ab.

Zum Schluß möchte ich noch einige Worte über die Nahrung der Larven sagen. Man findet an den Stellen, an denen sich Larven finden, kleine, rotbraune Klümpchen, über die in früherer Zeit viel gefabelt worden ist. LABOULBÈNE (20) und KÜNCKEL (19) haben meines Erachtens die richtige Meinung von der Nahrung der Flohlarven. Nicht die Exkremente der Flöhe, — denn die braunen Klümpchen sind nichts andres —, bilden die Nahrung der Larven, sondern die »feinen, zarten, stickstoffhaltigen Staubteilchen«. Es gelingt auch ohne Exkremente der Imagines Larven groß zu ziehen. Die oft rotbraune Farbe der Contenta im Darmtractus der Larven hat jedenfalls zu der Annahme der früheren Autoren geführt. Auf die Fabeln über die Fütterung der Larven durch die Flohweibchen, die sich noch bei BLANCHARD (Métamorphoses mœurs et instincts des Insectes. Paris 1868) finden, will ich nicht weiter eingehen, dieselben sind von KÜNCKEL (19) aufgezählt worden.

Morphologie der Larve.

Bei meinem Studium über den Bau der Sexualorgane bei dem ausgebildeten, weiblichen Tiere, sah ich mich genötigt, die letzten Segmente der Imago studieren zu müssen. Ich stieß dabei, wie später erörtert werden wird, auf große Schwierigkeiten und fand auch bei den Autoren ganz verschiedene Angaben über die Zusammengehörigkeit der Segmentteile und über ihre Zahl. Ich studierte darauf die Teile bei der Larve und Puppe und kam dadurch zu andern Resultaten als bisher angegeben. Es sind auch über den morphologischen Bau der Larve und Puppe die Ansichten verschieden, so daß ich mich genötigt sehe vor meinem eigentlichen Thema kurz die Morphologie der Larve und Puppe zu behandeln.

Die Larve mißt im ausgewachsenen Zustand etwa 3 mm. Sie ist grauweiß und ähnlich vielen Dipterenlarven von walzenförmiger Gestalt, ohne Beine. Die Bewegungen der Larven sind sehr lebhaft, denen einiger Muscidenlarven ähnlich, was ich mit Rücksicht auf die lokomotorische Funktion der Lippentaster betonen möchte. Man könnte die Bewegungen als »Springen« bezeichnen. Der Larvenkörper besteht aus einem Kopf, drei Thorakal- und zehn Abdominalsegmenten. Sie sind ziemlich gleich groß, nur das letzte, zehnte, ist etwas kleiner und hat zwei Anhänge, »Appendices oder Nachschieber« genannt. Diese werden bei den Bewegungen, wie auch ich bestätigen kann, zum Stützen gebraucht. Sie sind von kegelförmiger Gestalt und mit dem letzten Segment gelenkig verbunden. Ihr terminales Ende ist abgeflacht. Saugscheiben habe ich nicht nachweisen können. Dorsal von ihnen liegt die Analöffnung. Das letzte Segment ist mit dem vorhergehenden, neunten, gelenkig verbunden und hat eine eigne

Muskulatur (Fig. 2, 9 und 10), die der der andern Segmente sehr ähnlich ist. Zwischen beiden Segmenten legen sich die ectodermalen Anlagen der Sexualorgane bei den männlichen Larven an.

Der ganze Larvenkörper ist mit analwärts gerichteten, ziemlich langen Borsten besetzt. Auf dem Kopf findet sich ein Paar hinter den Antennen, und ein Paar an der Ventralseite hinter den Lippentastern. Vor dem Hinterrande des Kopfes finden sich jederseits drei. Alle diese Borsten sind nur kurz und schwach. Die drei Thorakalsegmente haben jederseits vier, die ersten acht Abdominalsegmente fünf Borsten. Das neunte Segment hat an der Dorsalseite dicht neben der Medianebene jederseits außerdem noch eine sehr lange und starke Borste, letztere sind die bei weitem längsten des Larvenkörpers und stehen in der Richtung der Dorsalkontur nach hinten (Fig. 1, 9). Sie bilden mit den Appendices einen Stützpunkt für die Vorwärtsbewegungen. Die Borsten des zehnten Segments sind kurz. Die Dorsalseite der Analöffnung wird von ihnen umgeben und drei etwas stärkere finden sich an den Seiten der Nachschieber. Die Borsten aller Segmente bilden vor dem hinteren Rande derselben einen zur Längsachse des Larvenkörpers queren Ring um die Segmente. Die der dorsalen Medianebene sind die längsten. Ihre Länge nimmt nach der Ventralseite mehr und mehr ab. Sie stehen alle vom Körper ab und sind schräg nach hinten gerichtet, so daß durch sie ein Rückwärtsbewegen der Larven ausgeschlossen wird. Jedes Segment hat in seiner Mitte noch einen Querring kurzer und feiner Borsten (Fig. 1), die dem Körper mehr anliegen als die langen. Nur dem letzten Segment fehlt dieser feinere Borstenring.

Augen besitzen die Larven nicht. Am Kopfe befindet sich ein Paar dreigliedriger Antennen. Ihr basales Glied stellt einen Höcker dar, auf dem sich an der Außenseite vier kurze, chitinöse Zapfen finden, zwischen denen sich noch drei kleinere Gebilde zeigen, die wohl als Sinnesorgane anzusprechen sind (Fig. 1 *at*). Das zweite Glied ist langgestreckt und kegelförmig, es ist am distalen Ende stumpf und trägt am stumpfen Rande vier sehr zarte und daher erst bei starker Vergrößerung sichtbare Erhabenheiten, sowie ein länglich ovales Feld in halber Höhe des Kegels, über dessen Funktion ich nichts sagen kann. Das letzte Glied stellt eine kurze starke Borste dar.

Die Bewaffnung des Mundes besteht aus einem Labrum, ein Paar Mandibeln, ein Paar Maxillen und einer Unterlippe. Das Labrum (Fig. 1 *lab*) ist deutlich vom Kopf abgesetzt, von hartem Chitin und fast so breit als der vordere Teil des Kopfes. Die seitlich stehenden

Mandibeln (Fig. 1 *md*) sind von hartem Chitin und mit dem Kopf gelenkig verbunden. Ihr freier Rand ist mit starken, stumpfen Zähnchen besetzt. Die Maxillen (Fig. 1 *mx*) sind zapfenförmig und schwächer chitinisiert; sie besitzen einen kleinen, zweigliedrigen Palpus maxillaris, dessen beide Glieder stumpf kegelförmig sind, und zwar ist das proximale Glied etwas größer als das distale. Das Labium (Fig. 1 *lb*) bildet die ventrale Kontur des Kopfes, es ist nur wenig erhaben, schmal und trägt jederseits einen eingliedrigen Labialtaster, auf dessen stumpfem Ende sich eine längere und eine kürzere Borste befindet, von deren wahrscheinlichen Funktionen ich später sprechen werde.

Der Darmtractus besteht aus einem langen und schmalen, an seinen letzten Teilen etwas erweiterten Oesophagus (Fig. 1 *oe*), in den zwei schlauchförmige Speicheldrüsen münden; einem Proventriculus (Fig. 1 *pv*); einem sehr großen Ventriculus (Fig. 1 *ve*), der bis zum achten Abdominalsegment reicht und sich in einen dünnen Darmteil fortsetzt. Dieser schlägt sich nach vorn um, geht bis zum sechsten Segment, schlägt sich dann wieder nach hinten um und endet in dem großen und starkwandigen Rectum (Fig. 1 *re*). Die Wände des letzteren werden kurz vor dem After etwas dünner. An der Stelle, wo der Ventriculus in den dünnen Darmteil übergeht, münden die vier Vasa Malpighii ein. Diese sind schlauchförmige Gebilde, die von ihrer Einmündungsstelle bis zu den ersten Segmenten nach vorn laufen, sich dann umschlagen und wieder fast ebensoweit zurückreichen und stumpf enden.

Zu beiden Seiten des Körpers finden sich zehn Stigmenpaare, also die übliche Zahl; die Larven sind daher zu den holopneustischen zu zählen. Das erste Stigma liegt auf dem Prothorakalsegment, das zweite auf dem metathorakalen; es hat dann das erste bis achte Abdominalsegment je ein Stigmenpaar. Am Mesothorax sowie am neunten und zehnten Segment fehlt ein solches (Fig. 1 *stg*).

Das Kopfnervensystem besteht aus einem oberen und einem unteren Schlundganglion, die durch Kommissuren verbunden sind und mit Hilfe der letzteren einen Ring um den Schlund bilden (Fig. 1 *gso* u. *gio*). Vor dem oberen Schlundganglion befindet sich ein kleines Ganglion frontale. Die Ganglienkette besteht aus drei Thorakal- und acht Abdominalganglien, das letzte liegt am Anfang des siebenten Segments. Die einzelnen Ganglien bestehen aus zwei nebeneinander liegenden Knoten, die durch Connective in Verbindung stehen.

Von den Geschlechtsteilen finden sich die mesodermalen Anlagen beider Geschlechter schon bei jüngeren Larven vor (Fig. 1 u. 4 ♀ *me*, Fig. 2 u. 3 *te*). Sie liegen bei der männlichen Larve auf der linken Seite im vierten, auf der rechten im fünften Segment. Bei den weiblichen Larven liegen die Anlagen dicht nebeneinander an der Grenze zwischen dem fünften und sechsten, auch hier liegt die der linken Seite wenig vor der der rechten. Die ectodermalen Anlagen finden sich bei jüngeren Larven nur beim männlichen Geschlecht vor (Fig. 2 u. 3 ♂ *ec*). Sie legen sich, wie schon gesagt, zwischen dem neunten und zehnten Segment an. Bei den weiblichen Larven werden diese Teile erst kurz vor der Verpuppung zwischen dem achten und neunten Segment erkennbar. Durch diese Unterschiede ist es nicht schwer bei Xylolpräparaten unter dem Mikroskop bei der Larve das Geschlecht zu erkennen.

Auf der Dorsalfläche des Kopfes findet sich hinter den Antennen bei Embryonen und jungen Larven vor der ersten Häutung ein hartes, dunkelgefärbtes Chitinhorn zum Öffnen der Eischale. Dieses Gebilde ist von fast allen Autoren beschrieben und oft abgebildet worden, so daß ich darauf nicht näher eingehen möchte.

Ansichten andrer Autoren über obige Angaben.

Über die Zahl der Segmente ist viel gestritten worden. Einige ältere Autoren, dann Westwood (36) und in neuester Zeit Howard und Marlatt (9) zählen 13 Segmente; Laboulbène (20), Taschenberg (29) und Korschelt und Heider (16) zwölf. Ich zähle, wie oben beschrieben, 13 Segmente. Die Gründe dafür finde ich in der gelenkigen Verbindung des 12. und 13. Segments mit eigner Muskulatur des letzteren, in der Anlage der ectodermalen Geschlechtsteile bei den männlichen Larven im Intersegmentalraum derselben und in der Zahl der Borstenreihen; zwei Reihen am vorletzten und eine Reihe am letzten Segment. Bisher sind diese Segmente auf Schnitten nicht studiert worden, so daß meine Gründe bis jetzt von den andern Autoren noch nicht genügend erwogen werden konnten.

Die Stigmen sind auch an verschiedenen Segmenten beschrieben worden. Taschenberg hat sie am zweiten bis elften Segment beschrieben. Laboulbène am ersten und am dritten bis elften. Ich kann Taschenberg nicht Recht geben, denn auch ich habe die Stigmen an den von Laboulbène bezeichneten Segmenten gefunden. Die Angaben bei Korschelt und Heider (16) sind nicht richtig, nach denselben sollen sich zehn Stigmenpaare an den drei Thorax- und sieben vordersten Abdominalsegmenten befinden. Das letzte Stigma liegt ohne Zweifel im achten Abdominalsegment, und das zweite Thorakalsegment hat kein Stigma.

Die Beschreibungen über die Zahl der Borsten sind sehr verschieden. Richtig sind auch hierbei die sehr exakten Untersuchungen LABOULBÈNES, mit denen die meinigen übereinstimmen und die ich oben angegeben habe. Den Ring der kleinen Borsten, die ich beschrieben habe, habe ich bei den Autoren nicht angegeben gefunden.

Die Nachschieber (Appendices) (Fig. 1 *ap*) sind an einigen Stellen, so z. B. von FRISCH und GEOFFROY als Füße beschrieben worden. Die Larven können sich mit denselben nicht festhalten, sie dienen nur zum Stützen und sind deshalb nicht als Füße anzusprechen.

ROESEL (27), WESTWOOD (36), BLANCHARD usw. beschreiben bei den Larven Augen. Sie haben vielleicht die Antennenhöcker für Augen angesprochen, denn es existieren in Wirklichkeit keine Augen, wie schon HEYMONS (7), KÜNCKEL (19) und LABOULBÈNE (20) gezeigt haben.

Die Antennen sind in neuerer Zeit genau studiert und richtig beschrieben worden. LABOULBÈNE, HOWARD und MARLATT (9), beschrieben auf der halben Höhe des zweiten Antennengliedes einen »Gefühlsfleck«. Ich habe eine hellere, ovale Zeichnung an der beschriebenen Stelle feststellen können, ob dieselbe als Gefühlsfleck anzusprechen ist, wage ich nicht zu entscheiden. Am stumpfen Ende des zweiten Gliedes beschreibt LABOULBÈNE »vier, bei starker Vergrößerung sichtbare, scharfe Spitzen«. Ich habe ebendort bei starker Vergrößerung einige kleine Erhabenheiten entdecken können, die ich aber als scharfe Spitzen nicht bezeichnen möchte. Über die Mundwerkzeuge verdanken wir HEYMONS (7) die wichtigsten Angaben. Die Ansichten aller andern Autoren halte ich in einigen Punkten für unrichtig. LABOULBÈNE hat die Taster der Unterlippe, die mit einer größeren und einer kleineren Borste versehen sind, als einen Apparat zum Anheften beschrieben. »Mit Hilfe der Häkchen soll sich die Larve vorwärts bewegen.« Ich glaube die Börstchen als Gefühlshärchen ansprechen zu müssen, wie auch schon HEYMONS angibt. LABOULBÈNE sagt: »man sieht die Larven jeden Augenblick den Kopf bewegen, als ob sie graben wollten, dann sich festheften und den Rest des Körpers nachziehen«. Nach meiner Ansicht bewegt die Larve den Kopf so schnell hin und her, um sich mit Hilfe der Härchen zu orientieren, sie tastet die Umgebung ab. Die Vorwärtsbewegungen werden durch Vorwärtsdrängen des Körpers mit Hilfe der Borsten und Nachschieber bewerkstelligt. Ich glaube auch nicht, daß die beiden, doch relativ nur kleinen Härchen imstande wären, den Larvenkörper an einer Stelle zu fixieren.

Der Verlauf des Darmtractus, sowie der Vasa Malpighii, von denen ersterer schon bei einer lebenden Larve ziemlich deutlich erkennbar ist, sind fast überall richtig beschrieben und dargestellt.

Eine Angabe über die ectodermale und mesodermale Anlage der Genitalorgane bei der Larve habe ich nirgend gefunden. Ich habe gezeigt, daß schon bei einer halb ausgewachsenen Larve in toto, wenn sie aufgehellt worden ist, unter dem Mikroskop das Geschlecht mit Bestimmtheit erkannt werden kann. Die mesodermalen Anlagen finden sich schon bei noch sehr jungen Larven, dann werden die ectodermalen Anlagen der Männchen erkennbar und erst kurz vor der Verpuppung die der Weibchen.

Morphologie der Puppe.

Einige Tage vor der Verpuppung spinnt sich die Larve einen Kokon, in den sie Staubteilchen hineinwebt. Die Puppe ist eine Pupa libera. Die drei an den Thoraxsegmenten liegenden Beinpaare liegen dem Körper ziemlich dicht an. An ihnen sind die einzelnen Glieder schon deutlich zu erkennen. Am Abdominalende befindet sich die abgestreifte Larvenhaut. Auch an der Puppe sind der Kopf, die drei Thorakal- und zehn Abdominalsegmente deutlich zu sehen, am besten kurz nach der Verpuppung (Fig. 5). Die Puppe ist etwa 2 mm lang und wie die Imago stark kompreß. Diese Form bekommt die Puppe kurz nach der Verpuppung. Sie ist von zarter, weißer Farbe. Nach dem Abstreifen der Larvenhaut, die in einem Querriß hinter dem Metathorax zuerst aufplatzt, so daß die Larven nach meiner Meinung zu den Orthorhaphen zu zählen sind, zieht sich die junge Puppe der Länge nach zusammen. Sie zieht die Thorakal- und die beiden letzten Abdominalsegmente am meisten ein und wird dadurch bedeutend kürzer als die Larve war. Nach dem Einziehen bekommt die Puppe die kompresse Gestalt.

Durch das starke Einziehen der beiden letzten Segmente wird das zehnte stark gehoben und die Teile des neunten Segments, die bei der Larve die Ventralseite bildeten, kommen in eine vertikale Lage. Das letzte, zehnte Segment bleibt in derselben Gestalt bei der Imago erhalten, es bildet den Ring mit den beiden Appendices, der den After einschließt. Der Ring wird nur etwas kleiner als er bei der Larve gewesen ist. Auf den dorsalen Teilen des neunten Segments bildet sich die Sinnesplatte. Aus den ventralen Teilen des Segments, die zwischen der Geschlechtsöffnung und dem Sternit des letzten Segments liegen und deren hinterer Rand in eine vertikale Lage gekommen ist, müssen meines Erachtens die Costalia entstehen, sowie die dünne Chitinplatte, die unterhalb des zehnten Segments das Abdomen der Weibchen nach hinten abschließt, die ich als Valvula vaginalis bezeichnet habe.

Die Antennen liegen in einer Grube. Ihr späterer Bau ist erst in den Umrissen erkennbar. Es ist vor den Fühlern je ein Auge sichtbar. Die Mundwerkzeuge sind zapfenförmig; es ist deutlich eine Oberlippe (Fig. 5 *lab*), zwei Mandibeln (*md*), zwei Maxillen (*mx*) und eine Unterlippe (*lb*) zu unterscheiden. Die Teile liegen dicht nebeneinander. Auf Schnitten sieht man den Oesophagus zwischen Oberlippe und Mandibeln sich öffnen, so daß von einem Hypopharynx nicht gesprochen werden kann. Borsten konnte ich an der Puppe nicht nachweisen. Ebenso ist es mir nicht gelungen, an meinen Präparaten die Stigmata so deutlich sehen zu können, daß ich ihre Lage und Zahl sicher angeben könnte. Die Stigmen scheinen sich aber bei der Puppe schon an denselben Stellen zu finden, an denen sie nachher bei der Imago liegen, so daß die drei Thorakalsegmente je ein Stigmenpaar haben und dann das zweite bis achte Segment je ein Paar. Vom Darmtractus ist bei den Puppen wegen der Phagocytose wenig zu sehen, dagegen ist die Ganglienkette deutlich erkennbar. Sie besteht, wie bei den Larven aus einem oberen (*gso*) und einem unteren (*gio*) Schlundganglion, drei Thorakal- (*ggth*) und acht Abdominalganglien (Fig. 5 *ggab*). Durch das Ausbauchen der ersten Abdominalsegmente und eine Verkürzung der Ganglienkette reicht das letzte Ganglion nicht mehr bis zum siebenten Segment, es liegt bei einer älteren Puppe, wie bei der Imago zwischen dem zweiten und dritten. Bei der Verkürzung verschmilzt bei den weiblichen Puppen das Metathorakalganglion mit dem ersten abdominalen, so daß sich bei den ausgebildeten Weibchen nur sieben Abdominalganglien vorfinden, worauf schon LANDOIS aufmerksam gemacht hat, ohne den Grund dafür zu kennen.

Bei der Puppe ist die Verbindung der ectodermalen mit den mesodermalen Anlagen deutlich nachzuweisen.

Es ist mir gelungen auf Schnitten eine Verbindung zwischen dem achten Abdominalganglion und dem Tergit des neunten Segments, das ich bei dem fertigen Insekt als Sinnesplatte beschrieben habe, nachzuweisen. Die Verbindung wird durch einen Nervenstrang vermittelt, der sich unter der Sinnesplatte stark verzweigt. Dieser Nervenstrang läuft bei der Puppe ziemlich gerade von einer Stelle zur andern. Bei der Imago habe ich ihn, wie später erörtert werden wird, nicht mehr mit Sicherheit nachweisen können, weil er beim fertigen Insekt durch den Darm und die Geschlechtsteile verdrängt, seinen geraden Verlauf aufgeben muß. Ich habe aber unter der Platte Sinneszellen nachweisen können, die sich zu einem stärkeren Nerven vereinigen (Fig. 12*a sens*), so daß ich mit Sicherheit annehmen möchte, daß die Verbindung auch beim fertigen Insekt besteht.

Einen Tag vor dem Ausschlüpfen der Imago färbt sich die Puppe dunkel, sie bekommt schließlich die Farbe des fertigen Insekts. Die Augen färben sich schwarzbraun. Bei meinen Puppen hat die Zeit der Puppenruhe etwa 8 Tage gedauert. Die Bewegungen, die die Puppen ausführen können, bestehen in schwachen Zuckungen, indem sie die Abdominalsegmente etwas anziehen und darauf wieder ausstrecken.

Die Angaben andrer Autoren über die Puppe sind meist nur wenig Worte über die äußere Gestalt und Farbe. Eine genaue Abbildung und gute Beschreibung der Mundwerkzeuge ist von HEYMONS (7) gegeben worden. Die Stigmen sind von LABOULBÈNE und HOWARD und MARLATT abgebildet worden. Ersterer zeichnet sie ganz am Rücken der Puppe und bei letzterem finden sie sich in der Mitte der Seitenfläche, so daß ich annehmen muß, daß auch diese Autoren die Stigmen nicht sicher gesehen haben. Das Geschlecht ist bei der Puppe schon makroskopisch ziemlich sicher zu erkennen, denn das Abdomen der weiblichen Puppen ist fast eiförmig, also sowohl an der Dorsal-, wie Ventralseite konvex, während das der Männchen eine gerade Rückenkontur zeigt, auch sind die Puppen der Männchen kleiner als die der Weibchen.

Morphologie des ausgebildeten, weiblichen Tieres.

Der Körper der Imago besteht aus einem Kopf, drei Thorakal- und zehn Abdominalsegmenten (Fig. 16). Der Kopf ist auf der Stirnseite gewölbt, er besitzt beim Hundefloh ein Paar einfache Augen, hinter denen sich ein Paar dreigliedrige Antennen (Fig. 16 *at*) befinden; letztere liegen in einer Grube, die bei dem Männchen von der Dorsal- zur Ventralseite reicht, und den Kopf beinahe in zwei gleiche Teile teilt. Bei dem Weibchen reicht die Grube nur bis zur halben Höhe des Kopfes (Fig. 16). Das basale Antennenglied ist das kleinste, es ist an seiner Ansatzstelle am Kopf am dünnsten. Das zweite Glied ist stark ausgebaucht und trägt an seinem Rande vier starke Borsten. Das Endglied ist das größte; es ist auf der einen Seite stark beborstet, auf der andern Seite mit mehreren Lamellen versehen, die auf eine Mehrgliedrigkeit der Fühler in früherer Zeit schließen lassen. Am ventralen Rande besitzt der Kopf einen starken Chitinkamm mit scharfen und spitzen Zähnen. Die Mundwerkzeuge bestehen aus einer langen, schmalen Oberlippe (Fig. 16 *lab*), die mit feinen, distad gerichteten Zähnchen besetzt ist; das Mandibelpaar (Fig. 16 *md*) ist messerklingenartig geformt und an der medialen Seite rinnenförmig vertieft. Am Rande sind die Mandibeln mit scharfen, feinen Chitinzähnchen besetzt, sie stellen die eigentlichen Stechorgane des Flohes dar. Die mit scharfer Spitze endenden Lobi maxillares (Fig. 16 *mx*) besitzen je einen viergliedrigen Palpus maxillaris, ferner ist noch eine mehrgliedrige, stielförmige Unterlippe vorhanden (Fig. 16 *lb*).

Der Thorax besteht aus drei gelenkig verbundenen Ringen (Fig. 16 I, II, III), von denen der erste Ring an seinem hinteren Rande einen festen Chitinkamm besitzt. Jeder der drei Thorakalringe besteht aus einem Tergit, zwei Costalia und einem Sternit. Zwischen Sternit und Costalia befinden sich die Gelenke für die Beine. Sie bestehen aus Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und einem fünfgliedrigen Tarsus, der mit einer zweizehigen Klaue endet. Die Coxa ist sehr stark ausgebildet und der größte Teil des Beines. Die ganze Extremität ist, wie der Flohkörper überhaupt, seitlich zusammengedrückt. Das Abdomen besteht aus zehn Segmenten (Fig. 16 *1—10*), von denen das erste kein Sternit besitzt, weil dieses nach der Verpuppung rudimentär wird. Die Form und Zusammengehörigkeit der Teile der letzten drei Segmente werde ich vor der Beschreibung der Sexualorgane besprechen.

Die drei Thorakalsegmente haben je ein Stigmenpaar (Fig. 16 *stg*); es fehlen dagegen die Stigmen des ersten Abdominalsegments. Die Larve hat am Pro- und Metathorakalsegment, sowie am ersten Abdominalsegment je ein Stigmenpaar, es wird mithin aus dem Stigmenpaar des Metathorax der Larve das mesothorakale der Imago und aus dem ersten abdominalen das metathorakale.

Die Mundwerkzeuge führen, ohne einen Hypopharynx zu bilden, in den langen und dünnen Oesophagus (Fig. 16 *oe*), der in den kurzen, mit starken, festen Chitinzähnen besetzten Proventriculus endet (Fig. 12, Fig. 16 *pv*). Die Spitzen der Zähne sind nach dem Ventriculus gerichtet, sind schwach gebogen und haben auf Querschnitten eine sechskantige Gestalt (⬡). Die Wandungen des Vormagens sind stark muskulös, der Vormagen mündet in den Ventrikel (Fig. 12 *pv*) in Trichterform. Der Ventrikel ist der größte Teil des Darmtractus (Fig. 12 und 16 *vc*); sein Lumen ist mit hohen zylinderförmigen Zellen bedeckt, die einen großen Kern besitzen. An einzelnen Stellen fehlen diese und es treten an ihre Stelle kürzere Zellen, die dicht aneinander liegen, einen großen Kern besitzen und sich mit Hämatoxylin und Alaunkarmin sehr stark färben; es scheinen Drüsenzellen zu sein, die ein Verdauungssekret absondern. Die Muskulatur der Magenwand ist sehr stark. Der Magen geht in den dünnen und kurzen Darm über (Fig. 12 und 16 *tr*), an der Vereinigungsstelle münden die vier Vasa Malpighii. Er endet schließlich in die Rectalblase (Fig. 12 und 16 *v.re*), die sechs eiförmige Rectalorgane (Fig. 12 *org.re*) besitzt. Hinter der Rectalblase befindet sich noch ein sehr kurzes Stück Rectum. Das Ende findet der Darmtractus in dem vom zehnten Leibessegment eingeschlossenen After (Fig. 12 *an*). Es sind vier eiförmige Speicheldrüsen vorhanden (Fig. 12 *gl.sal*), diese werden von einer einfachen Schicht großer, polygonaler, sich leicht färbender Zellen gebildet, um die sich eine Hüllhaut befindet. Die beiden Drüsen jederseits vereinigen sich durch Gänge und diese beiden Gänge vereinigen sich zu einem etwas weiteren Gange, der den ganzen Thorax durchzieht und in dem Anfangsteil des Oesophagus endet.

Das Herz (Fig. 12 *co*) ist ein zartes, schlauchförmiges Gebilde, das an der Dorsalseite von den ersten bis zu den letzten Segmenten reicht. Seine Wandung wird von einer zarten, flachen Schicht großer Zellen gebildet.

Das Nervensystem besteht aus einem oberen (Fig. 16 *g.s.o*) und unteren Schlundganglion (*g.i.o*), einem Ganglion frontale, drei Thorakal- (*gg.th*) und beim Weibchen sieben (*gg.ab*), beim Männchen acht Abdominalganglien, was ich bei der Morphologie der Puppe schon erwähnt habe. Das Nervensystem wird während der Phagocytose gar nicht verändert.

Der anatomische und histologische Bau der Mundwerkzeuge, des Darmtractus, des Nervensystems und des Blutgefäßsystems sind zum großen Teil schon richtig beschrieben, anders verhält es sich mit den letzten drei Körpersegmenten und den Sexualorganen.

Bau der Geschlechtsteile des ausgebildeten Insektes.

Der Beschreibung des anatomisch-histologischen Aufbaues der Genitalorgane schicke ich eine detaillierte Schilderung des Baues der letzten drei Abdominalsegmente voraus, welche das Verständnis meiner Angaben erleichtern dürfte.

Die bis jetzt erschienenen Beschreibungen der Sexualorgane, sowie die physiologische Erklärung der letzten drei Körpersegmente lassen eine bemerkenswerte Verschiedenheit der Auffassung bei den einzelnen Autoren erkennen. Nach meiner Ansicht ist die Ausbildung der einzelnen Segmente während der Metamorphose nicht genügend berücksichtigt worden. Von vornherein sei noch gleich bemerkt, daß ich bei der Zählung der Segmente eins mehr, als bisher angegeben, gefunden habe. Die Erklärung dafür gibt die Art meiner Untersuchung durch Zerlegung des ganzen Tieres in eine fortlaufende Reihe von Schnitten und die bessere Präparierung des Materials durch die vorher angegebene Methode.

Ich bin zu der Ansicht gekommen, daß das Abdomen zehn Segmente besitzt; ich habe als zehntes jedoch hinter dem neunten, letzten, der früheren Autoren, ein vollständig neues hinzugefügt. Wenn Landois' Zahl mit der meinigen übereinstimmt, so ist dies deshalb der Fall, weil er das achte Segment in zwei zerlegt hat. Die ersten Segmente zu beschreiben, kann ich unterlassen, da dieselben schon vielfach richtig geschildert sind, es handelt sich nur um die letzten drei Segmente.

Wie schon oben gesagt, zähle ich bei der Larve zehn Segmente; zwischen meinem neunten und zehnten befinden sich die ectodermalen Anlagen der männlichen Geschlechtsorgane (Fig. 2 und 3 ♂ *ec*), dagegen die des weiblichen Geschlechtsapparates zwischen dem achten und neunten Segment (Fig. 5 ♀ *me*). Die Afteröffnung liegt auf der Dorsalfläche des zehnten Segments oberhalb der Nachschieber (Fig. 1 und Fig. 3 *an*). Es finden sich also zwischen der Geschlechtsöffnung der weiblichen Tiere und dem After die Ventralteile zweier Segmente, die späteren Sternite der Imago. Verfolgen wir diese Teile der beiden Segmente nach der Verpuppung, so sehen wir, daß sie sich einstülpen, d. h. der Ventralteil des neunten Segments in eine Vertikallage kommt, der des letzten, zehnten Segments, sich stark verkürzt, so daß von ihm nur eine schmale Chitinleiste übrig bleibt. Wenn wir die Puppe in den verschiedenen Stadien der Puppenruhe betrachten, so können wir die Veränderung deutlich verfolgen.

Das achte Segment enthält das letzte Stigmenpaar, das größte des ganzen Flohkörpers. Das Segment ist etwas anders gebaut als die vorhergehenden, denn es hat am hinteren Rande eine senkrecht, ventralwärts stehende Chitinleiste, an der das Stigma liegt (Fig. 12 *8* ×, Fig. 8 ×), während die Stigmen der vorhergehenden Segmente ziemlich in der Mitte zwischen Vorder- und Hinterrand sich befinden. Diese vertikale Leiste ist mit starken, kurzen Chitinborsten dicht bedeckt, und erhält dadurch das Aussehen einer Bürste. Die Borsten umgeben den Stigmeneingang und dienen vielleicht zum Schutz für die Stigmenöffnung. Die beborsteten, senkrechten Leisten berühren sich in der Medianebene nur an ihrer Anheftungsstelle, dem hinteren Segmentrande. Der freie Rand jeder dieser Leisten ist in einem nach unten konvexen Bogen ausgeschnitten, so daß zwischen den beiden Platten an ihrer medianen Vereinigungsstelle ein Einschnitt entsteht, in den sich das neunte Segment hineinsenkt (Fig. 8 *8*×). Diese bürstenförmigen, senkrecht stehenden Platten sind mit dem wagerechten Teil, der den Tergiten der andern Segmente entspricht, fest verbunden (Fig. 12 *8*, Fig. 8 *8*), was ich im Hinblick auf Landois' noch später zu erörternder Ansicht schon jetzt hervorheben möchte.

Das Sternit dieses achten Segments verbreitert sich ventralwärts so, daß dadurch das Abdominalende nach der Dorsalseite geschoben erscheint. Es hat nach dem Sternit des neunten Segments zu in der Medianebene einen stumpfen, zapfenartigen Fortsatz, der sich zwischen die beiden Sternitplatten (Fig. 16 *8*, *9*) des neunten Segments hineinschiebt, so daß diese ventralwärts nicht geschlossen sind und das Sternit des achten Segments den Abschluß der Vaginalöffnung nach unten bildet (Fig. 6 *st 8*, Fig. 12 *8*).

Das Tergit des neunten Segments bildet einen herzförmigen Schild, dessen abgestumpfte Spitze dorsalwärts sieht und in den eben beschriebenen Ausschnitt der senkrechten Teile des achten Segments hineinragt. Auch dieser Teil ist mit kurzen, starken Borsten dicht besetzt (Fig. 7, 12, 12*a sens*). In der Mittellinie ist die Wölbung des Schildes flach gekielt. Zwischen den Borsten bleiben jederseits 14 runde Felder frei, die von konvex gebogenen Chitinstücken eingeschlossen werden, ähnlich wie die Dauben eines Fasses den Boden desselben umschließen (Fig. 12, 12*a*, *9*). In den Boden jedes dieser Becher ist ein langes und sehr zartes Haar eingelassen, in denen schon andre Autoren Sinneshärchen vermutet haben. Mir ist es gelungen auf feinen Schnitten, die gerade von diesem Teil sehr schwer zu bekommen sind, da das Chitin äußerst hart ist und beim Schneiden fast immer ausplatzt, unter den langen, feinen Härchen kleine Zellen nachzuweisen, die als Sinneszellen anzusprechen sind (Fig. 12*a*). Bei der Durchsicht der Sagittalschnitte von Puppen fand ich einen Nervenstrang vom achten, also letzten Abdominalganglion ausgehen, der nach der beschriebenen Platte hin läuft und sich unter derselben vielfach teilt.

Es geht von jeder dieser Zellen ein ganz kurzer Nervenstrang aus, der in je einer Nervenzelle endet, mithin entspricht die Zahl der Nervenzellen der der Becher. An der Stelle, wo der kurze Nervenstrang mit der Nervenzelle zusammentrifft, gehen mehrere feine Nerven aus, die zu den gleichen Zellen der andern Becher ziehen und sich mit denselben vereinigen.

Die Sinneszellen sind becherförmige Gebilde, die in der Mitte nach innen eingebogen sind; die untere Hälfte des Bechers scheint eine Membran, ähnlich den (VATER-) PACINIschen Körperchen von zwiebelschalenähnlichem Bau zu besitzen, während der über die Cuticula hinausragende Teil stark chitinisierte Wandungen, wahrscheinlich zum Schutze der Härchen hat (Fig. 12*a*).

Das Tergit mit den Sinneszellen findet sich sowohl beim Männchen wie beim Weibchen. Wozu die Platte dient, ist mir nicht erklärlich, sicher aber hat diese Einrichtung einen Zweck bei der Copulation (Fig. 16, 9).

Das Sternit des neunten Segments ist ventral nicht geschlossen; es bildet zwei an der Ventralseite sehr breite Chitinschuppen, »Costalia«, die seitwärts das Abdomen beschließen (Fig. 6 *cost*, 9). Auch sie tragen dazu bei, daß das Abdominalende aufgerichtet erscheint. Ihr hinteres, freies Ende ist mit je einer Reihe starker Borsten bewehrt, die zusammen ein Gitterwerk bilden, durch das der Raum zwischen dem Sternit des letzten Segments und der Vaginalspalte verschlossen ist. Es findet sich ferner eine senkrecht stehende, quer das Abdominalende abschließende, zarte Chitinplatte unterhalb des Sternits des letzten — zehnten — Segments, die ventralwärts den oberen Rand der Vaginalspalte bildet (Fig. 12 *val.vag*). Ich schlage für sie, da dieselbe, wie später erörtert werden wird, bei der Eiablage eine gewisse Bedeutung hat, den Namen »Vaginalklappe« (Valvula vaginalis) vor. Auch diese Platte entsteht aus dem Bauchteil des neunten Segments der Larve durch Einziehen der letzten Abdominalsegmente, wie ich durch Untersuchung der verschiedenen

Puppenstadien habe nachweisen können. Diese Platte kann bei der Eiablage umgeschlagen werden, da sonst die verhältnismäßig großen Eier die enge Vaginalspalte nicht würden passieren können.

Das zehnte und letzte Segment bildet wieder einen geschlossenen Ring, der den After einschließt (Fig. 6, 12 *10*). Dieser Ring ist von allen bei weitem der kleinste, er liegt ganz dorsalwärts. An seinen beiden Seiten befinden sich die beiden Appendices, die sich wahrscheinlich aus den Nachschiebern der Larve entwickeln. Sie finden sich, ebenso wie diese zu beiden Seiten des letzten Segments und sind mit ihm gelenkig verbunden; eine Unterstützung für meine Annahme gewährt der Umstand, daß kurz nach der Verpuppung die beiden larvalen Nachschieber etwas weiter nach der Dorsalfläche rücken und nach oben gerichtet sind, wie dies später bei den Imagines der Fall ist. Jedes dieser Appendices besteht bei dem fertigen Insekt aus zwei Stücken von kegelförmiger Gestalt. Das basale Stück ist kürzer und dicker als das terminale. Auf dem stumpfen Ende des letzteren befinden sich zwei Borsten, eine lange und starke, und eine etwas kürzere und feinere. In der Umgebung des Grundes des basalen Stückes sieht man einen Kranz von kurzen, festen Borsten. Zwischen den beiden Appendices liegt dorsal und ventral eine gewölbte Platte, die zusammen einen Ring bilden, in dessen Mitte sich der After befindet. Beide Chitinplatten sind an ihrem hinteren, freien Rande mit einer Reihe von Borsten besetzt, die den After umgeben und ihn schützen (Fig. 6 *re*).

Das Gesagte dürfte zur Rechtfertigung meiner Zählungsweise genügen. Die Ansichten der andern Autoren über die Zahl und Anordnung dieser Segmente werde ich zum Schluß dieses Abschnittes besprechen und zu widerlegen versuchen.

Ich wende mich jetzt zur Beschreibung des histologisch-anatomischen Baues der Geschlechtsdrüsen und beginne mit der Vagina.

Die Vaginalspalte liegt quer zur Medianebene und befindet sich in einem Raume, der ventral von dem Sternit des achten, lateral von den Costalia des neunten, und dorsal von der Vaginalklappe und dem Sternit des zehnten Segments eingeschlossen wird (Fig. 6). Das Sternit des achten Segments endet schließlich in einer stumpfen Spitze, die ventralwärts fast ebensoweit nach hinten liegt, wie die Afteröffnung innerhalb des zehnten Segments dorsalwärts. Die beiden Costalia des neunten Segments liegen nicht so weit nach hinten. Wie schon oben gesagt, wird durch die Borsten an ihren Rändern ein Gitterwerk zum Schutz der darunter liegenden Teile gebildet (Fig. 16 *9*). Die Vaginalspalte ist eine halbmondförmige Öffnung, deren Konkavität dorsalwärts gerichtet ist (Fig. 7 *vag*). Sie liegt ganz ventral und sehr verborgen hinter dem durch die Randborsten der Costalia des neunten Segments gebildeten Gitterwerk. Das achte Segment zeigt an der der Vagina zugekehrten Seite eine median verlaufende Rinne (Fig. 6, 7 *su*), die nicht von Borsten versperrt ist, so daß an dieser Stelle das Eindringen des Penis nicht verhindert wird. Eines Öffnens des Gitters zum Zweck des Einlassens des Penis bedarf es deshalb nach meiner Meinung nicht, da das lange und spitze männliche Begattungsorgan in die Rinne sehr wohl eindringen kann. Die Borsten hindern dagegen das Eindringen an irgend einer andern Stelle. Es würde dem Männchen auch wohl sehr schwer fallen die Vaginalspalte zu finden, wenn nicht die andern Teile des den Spalt umgebenden Raumes abgesperrt wären.

Die Afteröffnung ist von der Vaginalspalte vollständig getrennt (Fig. 6). Sie liegt vom zehnten Segmentring eingeschlossen und von starken Borsten geschützt ganz dorsal und zeigt nur ein auffallend kleines Lumen.

Die Vagina läuft parallel mit der äußeren Ventralkontur der Imago nach vorn (Fig. 12 *vag*). Sie ist auf Transversalschnitten halbmondförmig (Fig. 8, 9, 10 *vag*). Die untere, ventrale Vaginalwand ruht auf einem starken Muskel, der gleich hinter der Vaginalspalte quer von einer Seite zur andern läuft und aus etwa 40 Fasern besteht (Fig. 12 *mta*, Fig. 7 und 8 *mta*). Die Fasern heften sich an die Wände des Sternits des achten Segments an. Ich möchte ihm den Namen Musculus elevator vaginae geben. Auf Transversalschnitten sieht man, daß die Fasern dieses Muskels nicht straff gespannt von einer Seite zur andern laufen, sondern daß er in seinem Ruhezustande in einem schwachen, ventral konvexen Bogen verläuft. Wenn dieser Muskel in Funktion tritt, wird er sich durch seine Kontraktion straff von einer Seite zur andern spannen, und dadurch die untere Wand der Vagina in die Höhe heben.

Rostralwärts von diesem Muskel, also an seiner Vorderseite, heften sich jederseits einige Muskelfasern an die ventrale Vaginalwand an. Sie entspringen am Sternit des siebenten Segments und laufen von hinten und oben nach vorn und unten. Ihre Anheftungsstelle liegt etwas von der Mittellinie entfernt (Fig. 9 × × ×, 12 × × ×). Es sind dünne Muskeln, deren Funktion wohl darin besteht, die ventrale Vaginalwand über den oben beschriebenen, querverlaufenden Muskel zu spannen. Bis fast zu der Anheftungsstelle der letztbeschriebenen Muskeln ist die oben geschilderte Rinne in der ventralen Vaginalwand zu verfolgen, auch liegt die Muskelanheftungsstelle dicht vor der Bursa copulatrix (Fig. 12 *bu.cop*, Fig. 9 *bu.cop* × × ×). Die dorsale Vaginalwand hat fast bis zur Bursa eine Längsleiste, die in die Rinne der ventralen Wand hineinragt (Fig. 7 *ca*). Wenn sich nun der Musculus elevator vaginae kontrahiert, so wird die ventrale Wand gehoben und gegen die dorsale gedrückt. Dadurch wird eine Verengerung oder sogar ein Verschluß des Querspaltes der Vagina entstehen, und es wird die Leiste der oberen Wand mit der Rinne der unteren ein Rohr bilden, in das der Penis eindringen kann. Dieses Rohr endet an der Einmündungsstelle der Bursa in die dorsale Vaginalwand.

An den Seiten findet die Vagina an der Vereinigungsstelle der Tergite mit den Sterniten der letzten Segmente ihre Anheftungsstelle. Die Anheftungslinie liegt sehr hoch, denn die Sternite reichen weit dorsal hinauf; es erscheint daher die Vagina auf Querschnitten halbmondförmig, mit der Konkavität dorsalwärts gerichtet (Fig. 8, 9 *vag*) und ist dadurch sehr erweiterungsfähig. Diese Fähigkeit ist bei den Puliciden sehr nötig, da die Eier verhältnismäßig sehr groß sind. Es wird die dorsale Vaginalwand beim Durchtritt eines Eies durch die Vagina nach der Dorsalseite stark emporgewölbt, so daß das Rectum mit seinen sechs Rectalorganen, die Bursa und das Receptaculum gegen die Rückenwand des Körpers gedrückt werden. Die Seitenausdehnung ist ermöglicht durch das Nachgeben der Costalia und deren Gitterwerk, das meiner Ansicht nach nicht bedingt wird durch Muskelwirkung, sondern durch einen gewissen Druck, mit dem das Ei infolge der Kontraktion der Muskeln in den vorhergehenden Segmenten aus der Vaginalspalte tritt und stark genug ist, das Gitterwerk beiseite zu schieben. Die senkrecht stehende und von mir Valvula vaginalis genannte Platte zwischen der Vaginalspalte und dem Sternit des zehnten Segments ist nur dünn und schwach und leistet dem Durchtritt eines Eies wohl nicht viel Widerstand, zudem wird sie durch Muskelzug nach vorn gehoben.

Die Vaginalwände bestehen aus einer zarten und feinen chitinigen Intima, unter der sich eine Schicht einfachen, niedrigen Epithels befindet. Bis zur Einmündungsstelle der Bursa ist die Hypodermis eingestülpt, so daß die Vaginalwände bis dahin sehr stark erscheinen (Fig. 12 *vag*).

Die dorsale Vaginalwand verläuft im großen und ganzen so wie die ventrale. In sie münden das Receptaculum seminis, hinter dem sich, d. h. zwischen ihm und der Vaginalspalte, also analwärts von der Einmündungsstelle (Fig. 15 *gl.vag*), ein Gebilde befindet, das ein baumförmiges Aussehen besitzt (Fig. 12 *gl.vag*). Auf Sagittalschnitten sieht man, daß die Peripherie dieses Organs von ziemlich großen, zylinderförmigen Zellen gebildet wird, deren große Kerne sich mit Alaunkarmin stark dunkel färben. Im Zentrum zwischen diesen Zellen verläuft ein Kanal, auf dem sie mit ihrer schmalen Basis aufsitzen. Der Kanal mündet hinter der Bursa in die dorsale Vaginalwand. Er läuft in seinen Anfangsteilen senkrecht auf die Vagina zu, dann macht er eine Biegung nach dem Fußpunkt der Bursa hin, so daß dadurch gewissermaßen ein Verschluß gebildet wird, der verhindert, daß der Penis in den Kanal eindringen kann, dagegen wird beim Austritt eines Eies der Verschluß auseinander gezogen, also geöffnet werden müssen, da das Ei gegen die Mündung des Kanals gedrückt wird.

Der histologische Bau läßt mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das Gebilde eine Drüse darstellt (Fig. 12 *gl.vag*), deren einzelne Zellen durch ihre schmale Basis in den Kanal hinein irgend ein Sekret liefern, das von da aus durch die Vis a tergo in die Vagina gelangt und vielleicht den Klebstoff liefert, mit dem die Eier später an den Haaren ihrer Wirte festgeheftet werden. Die Öffnung des Kanals liegt gerade in der Medianebene des Flohkörpers. Da das distale Ende der Zellen gewölbt ist, ist die Oberfläche der Drüse nicht glatt, sondern hat die Form von gedeckelten Bienenwaben. Auf Sagittalschnitten erscheint sie baumförmig; den Stamm bildet der Ausführungsgang und die Äste die einzelnen Zylinderzellen.

Rostral von der Ansatzstelle der Bursa, unmittelbar vor derselben, befindet sich ein Querspalt (Fig. 9 *du.vag*, Fig. 12, Fig. 15 *du.vag*), dessen Lumen auf Sagittalschnitten schräg von hinten und unten nach vorn und oben verläuft. Dieser Querspalt nimmt fast die ganze Breite der dorsalen Vaginalwand ein. Rostral von dieser Spalte, den vorderen Rand derselben bildend, befindet sich eine derbe, feste Chitinspange (Fig. 12, Fig. 15, Fig. 10 *fib.vag*) von halbmondförmiger Gestalt, die natürlich wie die Vagina ihre Konkavität dorsalwärts hat und die gewissermaßen den Abschluß der Vagina gegen den Uterus bildet. Bis dahin reicht der ectodermal entstehende Teil der Geschlechtsdrüsen. Die darauffolgenden Teile, der Uterus usw., entstehen mesodermal und haben keine chitinöse Intima.

Wenn die ventrale Vaginalwand in der oben beschriebenen Weise gehoben und gespannt wird, so bildet die Spange dadurch, daß sie gegen die ventrale Wand drückt, gegen den Uterus einen Abschluß, durch den das Vordringen des Penis in den Uterus verhindert wird. An ihre dorsale Wand heften sich sehr starke Muskelzüge an, die an der chitinösen Wand des siebenten Segments dicht über der Verbindungsstelle des Tergits mit dem Sternit endigen und die nach meiner Meinung dazu dienen, bei dem Durchtritt eines Eies an dieser Stelle die Spange genügend zu heben (Fig. 10 *mu*). Bei der Copulation kann dieser Muskel nur wenig oder vielleicht gar nicht wirken, da das Weibchen, wie später erörtert werden wird, das letzte Abdominalende ganz nach unten zieht, so daß der Rücken des Weibchens einen konvexen Bogen beschreibt.

Wenden wir uns nun der Betrachtung der Bursa copulatrix selbst zu (Fig. 12, Fig. 15 *bu.cop*, Fig. 8 und 9 *bu.cop*), so sehen wir, daß dieselbe eine feste, chitinöse Wand besitzt, die in allen ihren Teilen gleichmäßig stark ist, sie ist deshalb selbst nur wenig biegsam und wohl nicht in der Lage, ihre Form zu verändern. Die Matrix der Cuticula besteht aus einer Schicht großer, kubischer Zellen, die einen großen Kern besitzen, der sich mit Alaunkarmin oder Hämatoxylin sehr intensiv färbt. Dieselben Zellen finden sich außerdem noch im Ausführungsgang der Bursa und in einem Teil des Receptaculum seminis. Auf Sagittalschnitten hat die Bursa die Gestalt eines lateinischen »**s**« (Fig. 12 *bu.cop*). Ihr Fußpunkt in der Vaginalwand ist annähernd kreisrund, sie steht gewöhnlich in der Medianebene senkrecht auf der Vagina. Frontalschnitte zeigen, daß die Bursa in dem oberen Bogen des »**s**-Zeichens« nach den Seiten verbreitert ist. Diese Schnitte von der Bursa haben eine halbmondförmige Gestalt, deren Konkavität dem Kopfe zugekehrt ist. Der oberste Bogen bildet eine ovale Kappe. In die dem Kopfe zugekehrte Konkavität mündet in halber Höhe die Vereinigung des Ausführungsganges des Receptaculums und eines blinden Ganges (Fig. 13). Auf Sagittalschnitten zeigt das gleichmäßig breite Lumen dorsal ein stumpfes, wenig erweitertes, blindes Ende. Es war schwierig nach den Schnitten sich ein richtiges Bild von der Gestalt der Bursa zu machen. Ich habe deshalb die einzelnen Schnitte einer Frontalserie mit dem Zeichenapparat nachgezeichnet und mir dann eine Form aus weichem Ton hergestellt. Die Bursa ist von starken Muskeln umgeben, die bei der Sektion dieser Teile das richtige Bild verdecken würden. Das von Landois auf Taf. IV, Nr. 7 gegebene Bild, ist absolut unverständlich und entspricht in keiner Weise der Wirklichkeit; es ist anzunehmen, daß die starken Muskeln, die allseitig die Bursa umgeben und das richtige Bild verdecken, ihn getäuscht haben.

Das Receptaculum seminis (Fig. 13 *rec.s*) ist bei den Flöhen unpaar. Es liegt in der rechten Körperhälfte, selten in der Mittelebene des Körpers und besteht aus zwei verschiedenartigen Teilen. Der eine ist derb und fest, von gelbem, hartem Chitin gebildet und hat in seinem Innern zirkulär verlaufende Chitinleisten; er hat die Form einer Kappe. Der andre Teil ist länger, wurstförmig und weicher. In den festen Teil mündet der Ausführungsgang. Beide Abschnitte vereinigen sich zu einem hornförmig gebogenen Gebilde (Fig. 13), das bei der Imago gewöhnlich aufrecht steht, d. h. der am meisten ventrale Teil ist die Ausmündungsstelle des harten Teils und das wurstförmige, dünnwandige Ende steht in einer zur Medianebene parallelen Ebene (paramedian, F. E. Schulze) halbmondförmig nach dem Rücken hin.

Die Eintrittsstelle des Ausführungsganges umgibt ein Kranz von vielen, kleinen Poren in der Wand des Receptaculums. Sie stehen mit langen, zylinderförmigen Zellen in Verbindung, wie ich sie schon oben beschrieben habe. In den andern Teilen ist das Receptaculum frei von Drüsenzellen. Zwischen der Krümmung, also zwischen dem Ende des kappen- und wurstförmigen Teils, finden sich viele, starke Muskelstränge, die vielleicht durch ihre Kontraktionen das Innenlumen des Receptaculums etwas zu verringern imstande sind, so daß ein Teil von dem Sperma hinausgedrückt wird. Die Zylinderzellen sind, wie ich glaube, Drüsenzellen, die irgend einen Kitt oder eine Flüssigkeit absondern, in der das Sperma nach den Eiern hinzugleiten oder hinzuschwimmen imstande ist. Ein Querschnitt durch das Receptaculum mit den die Öffnung des Ausführungsganges umgebenden Zellen macht den Eindruck eines kleinen Rades, in dem das Lumen des Ausführungsganges die Achse, der chitinöse Ring der Wand die Nabe und die Zellen mit ihren Ausführungsgängen die Speichen bilden. Dasselbe Bild erhält man auch bei einem Querschnitt durch den Ausführungsgang aus dem Receptaculum, sowie bei einem Querschnitt durch den blinden Gang. Nicht selten ist das Receptaculum mit Spermamassen angefüllt.

Der Ausführungsgang für das Sperma vereinigt sich kurz vor der Einmündungsstelle in die Bursa mit einem blinden Gange der andern Seite (Fig. 13). Der vereinigte Gang ist etwas weiter als jeder der beiden Gänge. Auch die Wandungen dieser beiden Gänge sind chitinös. Sie laufen nicht direkt vom Receptaculum nach der

Bursa, sondern beschreiben einen Bogen, oder machen eine Schleife. Die Form der Schleife sowie die Lage des Receptaculum sind Schwankungen unterworfen, meist steht das Receptaculum, wie oben beschrieben, aufrecht. Der blinde Gang der linken Seite endet stumpf mit einer schwachen Erweiterung (Fig. 13). Die großen Zylinderzellen mit den vorher erwähnten großen Kernen, sind an dem stumpfen Ende des blinden Ganges am längsten; sie schließen den Gang rings herum in allen seinen Teilen ein. Ihr Sekret fließt mit dem der andern Seite zusammen.

Die Bursa ist rings von starken Muskeln umgeben. Zur Seite der Bursa laufen zwei Muskeln von der dorsalen Vaginalwand nach der ventralen Wand der Rectalblase. Es heften sich ferner einige Muskelfasern vor dem Querspalt an, der vor der Bursa sich befindet; sie ziehen nach dem Rande der Bursakappe. Bei ihrer Kontraktion muß das blinde Ende der Bursa sich der ventralen Vaginalwand nähern. Auf diese Weise bildet das Lumen der Bursa gewissermaßen die Fortsetzung der oben beschriebenen Vaginalrinne, so daß der durch die Rinne gleitende Penis in das Lumen der Bursa eindringen muß. Es heften sich schließlich zwei ziemlich starke Muskeln an den freien Rand, speziell die Ecken, der Valvula vaginalis (siehe oben S. 94). Auch diese Muskeln gehen schräg nach vorn an die Seitenwandungen der letzten Segmente. Sie dienen wahrscheinlich dazu, bei dem Durchtritt eines Eies durch die Vaginalspalte die Vaginalklappe nach dem Kopf zu heben und so das Lumen zu erweitern.

Die durch die Kontraktion der bisher beschriebenen Muskeln hergestellte Führungsrinne für den Penis und das starke Heben der Vaginalwände ist meiner Ansicht nach deshalb zur Copulation notwendig, weil sich bei der Begattung das Flohmännchen unter dem Weibchen befindet. Die letzten Segmente des Weibchens werden dabei sehr stark abwärts gebogen, während das Männchen die letzten Segmente hoch aufrichtet. Leider ist es mir nicht gelungen, ein Pärchen in Copula fixieren zu können, trotzdem ich es auf alle mögliche Weise versucht habe.

Rostral von der Chitinspange setzt sich die Vagina in den Uterus fort. Es hört die chitinöse Intima auf, die Wandungen werden dick und liegen in vielen Falten. Sie sind stark muskulös und besitzen ein großes, kubisches Epithel (Fig. 12 *ut*). Es hört auch die für die Vagina typische Anheftungslinie der Seitenränder auf. Der Uterus verliert die für die Vagina auf Transversalschnitten charakteristische, halbmondförmige Gestalt. Die dorsale Wand wölbt sich allmählich nach oben, und der Uterus bekommt eine runde und volle Form. Nach kurzem Verlauf teilt er sich in zwei gleiche Äste, die ungefähr bis zum dritten Segment nach vorn reichen und dorsal je fünf Öffnungen besitzen, in die die Eiröhren einmünden. Rostral der Teilungsstelle des Uterus steigt der hier dünne Darm, der aus dem sehr großen Ventriculus kommt, in die Höhe, um in die Rectalblase, die dorsal von der Vagina liegt, zu münden (Fig. 12 *ve* und *vre*). Der Ventriculus selbst liegt in den ersten Abdominalsegmenten direkt auf den Sterniten (Fig. 12 *ve*). Die beiden Uterushörner zeigen auf Transversalschnitten eine perlateral zusammengedrückte Gestalt, ebenso wie der starkwandige Ventriculus.

Es sind zehn Ovariolen vorhanden, fünf auf jeder Seite. Ihr Lumen ist nach den Uterushörnern hin am weitesten; nach dem Ende zu verjüngen sie sich immer mehr, bis sie schließlich in einem Endfaden endigen (Fig. 14). Entsprechend der Verengerung der Eiröhre werden auch die Eier kleiner. In den weitesten Partien finden sich etwa 14 Eier, die so groß sind, daß sie das Lumen der Eiröhre ausfüllen, also hintereinander liegen. Dann liegen zwei, später drei zugleich nebeneinander, bis sie schließlich als ganz kleine Zellen die letzten Teile der Eiröhre ausfüllen. Die Ovariolen stehen senkrecht auf den Uterushörnern. Zwischen ihnen und ihrer Öffnung in den Uterushörnern befindet sich je ein eingeschaltetes Stück, die sogenannten Eikelche (Calyces oder Tuben), deren Wandungen denselben Bau besitzen, wie die des Uterus; auch sie sind stark zusammengefaltet (Fig. 14 *cal*). Es stehen zwei bis vier der größten, reifsten Eier in jeder Eiröhre ziemlich senkrecht zur Frontalebene des Flohkörpers, und reichen bis in die Nähe der dorsalen Wand; die Fortsetzungen der Eiröhren schlagen sich zu beiden Seiten des Pericards um und zwar die dem Rostrum zunächst gelegenen (Fig. 15 *ov*) drei jederseits nach hinten, die beiden analen nach vorn, um schließlich dicht beieinander rechts und links neben dem Pericard mit dem Endfaden (Fig. 14 und 15 *fi*) zu enden, durch die Tunica peritonealis befestigt (Fig. 14 *tu.per*). In ihr hört der Endfaden kurz vor der Anheftungsstelle auf, so daß die Tunica peritonealis von hier ab deutlich sichtbar wird. In dem Endfaden finden sich eine Reihe von auf Schnitten »spindelförmigen« Kernen, die quer zum Endfaden stehen und dicht nebeneinander in einer Reihe liegen (Fig. 14 *fi*) und einzeln den Endfaden ausfüllen. Es sind etwa 20 solche Kerne zu zählen. Dann erweitert sich der Endfaden zur Endkammer und es fangen die einzelnen Zellen an sich zu differenzieren. Eine Membran habe ich zwischen dem Endfaden und der Endkammer nicht nachweisen können. Es bilden sich drei verschiedene Arten aus den anfangs indifferent erscheinenden Kernen aus. Sie verlieren zunächst ihre spindelförmige Gestalt und erscheinen als kleine, eckige Kerne, von denen viele in der weiteren Endkammer zusammen nebeneinander liegen. Man kann bald größere und kleinere Elemente unterscheiden. Aus den größeren werden später die Eier, aus den kleineren das Follikelepithel und eine Hüllmembran (Tunica propria), die die Follikelzellen rings umgibt. Beide, die Epithel- und die Membranzellen, sind vorläufig noch nicht zu unterscheiden. Verfolgen wir die Eiröhre weiter, so sehen wir bald in den jungen Eizellen ein helles Zentrum sich entwickeln, mit einer schmalen, dunkleren Ringzone, das ist das Keimbläschen mit einem dasselbe umgebenden Protoplasmahofe; auch finden wir nun schon die jungen Eier von einer Membran, in der sich vereinzelte Kerne befinden, umgeben. Das bereits anfangs im Verhältnis zu dem Plasmahofe sehr groß angelegte Keimbläschen füllt mit diesem schließlich die umhüllende, kernhaltige, zarte Membran fast vollständig aus; das ganze Gebilde ist von der Tunica peritonealis überzogen, die sich eng anlegt. Zu dieser Zeit zeigt sich die Tunica propria um das als schmaler Ring den Kern umgebende Plasma herum als ein zarter, feiner, dunkler Streifen; die in ihm enthaltenen Kerne wandeln sich zum Teil in das der Tunica propria inwendig aufsitzende Epithel — das Follikelepithel — um. Die Tunica peritonealis ist eine nur selten nachweisbare, sehr zarte und feine, strukturlose Membran und ist nur dann sichtbar, wenn sie sich durch einen Zufall oder durch mäßiges Schrumpfen der Teile in der Eiröhre abgehoben hat; meist sieht man sie nur, wie vorher bereits angegeben, an dem Ende der Eiröhre zwischen dem Endfadenende und der Anheftungsstelle am Pericard. Die hellen Keimbläschen zeigen eine körnige Struktur mit größeren und kleineren Körnchen. Kernteilungsfiguren habe ich in ihnen nicht nachweisen können. Der Protoplasmahof der Follikelzellen wird erst später sichtbar. Die ersten Eifollikel haben die Form von Scheiben, sie liegen geldrollenartig nebeneinander. Sie wachsen schnell in die Breite, so daß sie eine kubische Form bekommen; die Ecken sind immer abgerundet und zwischen den abgerundeten Ecken zweier Follikel findet sich eine Zelle der Tunica propria von dreieckiger Gestalt. Später wird der Längsdurchmesser der Follikel immer größer, bis sie schließlich die Eiform bekommen, welche die drei bis vier reifsten Eier jeder

Eiröhre zeigen. Die Vermehrung des Zellplasmas ist eine umfangreichere als das Wachstum des Zellkernes, so daß das anfangs vorhanden gewesene Überwiegen des Kernes über das Zellplasma sich in das Gegenteil verändert. Das Keimbläschen erscheint feinkörniger, bis es schließlich bei dem letzten, größten Ei eine helle, homogene Masse darstellt (Fig. 14 *ves.ge*). Dagegen wird das Protoplasma, das in den ersten Stadien homogen erschien, mit zunehmendem Wachstum körnig, bis es schließlich im letzten, am meisten entwickelten Ei eine schollige, großkörnige Masse bildet, »die Dotterschollen« (Fig. 14 *dp*).

Um jedes Ei herum findet sich eine einfache Schicht des Follikelepithels (Fig. 14 *fol.ep*). Ungefähr bei dem 14. Ei stellt dieses Epithel eine dunkle, körnige Zone um den Protoplasmahof des Eies dar. Die Zahl der sich anlegenden Follikelzellen ist von hier ab bis zum reifsten Ei fast dieselbe, so daß wahrscheinlich eine Teilung derselben nicht mehr stattfindet, sondern die einzelnen Zellen wachsen. Es entwickelt sich in ihnen ein runder und scharfrandiger Kern, der sich deutlich vom Zellprotoplasma absetzt; er ist mit den meisten Farbstoffen sehr intensiv sichtbar zu machen. Das Follikelepithel ist am höchsten im vorletzten Ei; bei dem letzten wird es flach und die Kerne werden kleiner (Fig. 14 *fol.ep*). Es besteht im vorletzten Ei aus großen, sechseckigen Zellen, die bei der Aufsicht ein bienenwabenähnliches Aussehen haben; zwischen dem Follikelepithel und dem Eidotter findet sich die Eischale. An den Stellen, an denen zwei Eifollikel aneinanderstoßen, ist die Tunica propria wahrscheinlich durch Auflagerung von kleinen, spindelförmigen Zellen gebildet, die transversal zur Ovariole liegen; dieselben, die wir schon in den oberen Partien der Eiröhre gefunden haben. Die basalen Zellen des einschichtigen Follikelepithels sind zwar ebenso hoch, aber schmaler, als die der Seitenwandungen; sie sind kaum halb so breit. Es zeigte sich auf meinen Schnitten an diesen Stellen unter dem Follikelepithel eine Einschnürung des Eidotters. Während sonst der Eidotter überall dem Follikelepithel dicht anliegt, nur durch die gleichmäßig dünne Eischale getrennt, liegt hier das Epithel der Dotteroberfläche nicht auf (Fig. 14 × ×). In der Literatur, auf die ich weiter unten eingehen werde, habe ich ein ähnliches Verhalten der Eifollikel bei andern Insekten nirgends beschrieben gefunden.

Frühere Autoren haben festgestellt, daß die Floheier an jedem Pol einen Ring von Mikropylkanälen haben. Diese Kanäle habe ich bei den noch nicht abgelegten Eiern nicht feststellen können. Sicher scheint mir aber, daß das Zurückweichen des Eidotters von der

Follikelwand an beiden Eipolen, das ich bestimmt habe konstatieren können, mit dem Vorhandensein der Mikropylkanäle im Zusammenhange steht. Daß das Abheben des Dotters vom Follikelepithel an den beschriebenen Stellen auf Konservierung meiner Präparate beruhen sollte, ist deshalb wohl nicht anzunehmen, weil alle Präparate dasselbe Verhalten zeigen, trotzdem sie verschieden konserviert sind.

Wenn ein Ei ausgestoßen werden soll, so platzt zunächst die feine Tunica propria und dann das Follikelepithel. Dadurch wird das Ei frei. Das zurückbleibende Follikelepithel degeneriert und bildet ein Zerfallsprodukt, das Corpus luteum, vor dem nächstreifen Ei (Fig. 14 *c.lut*).

Die Abweichung in der Bildung der ganzen Eiröhre, wie ich sie beim Floh gegenüber andern Insekten gefunden habe, werde ich später zum Gegenstand eines Vergleichs machen.

Unterwerfen wir nun die Beobachtungen früherer Autoren über die oben beschriebenen Organe, sowie über die Segmentierungsfrage einer Kritik, so sehen wir, daß über die Zählung und die Zahl der Segmente der Imago viel Streitpunkte bestehen. LANDOIS beschreibt zehn Abdominalsegmente, SCHIMKEWITSCH, TASCHENBERG, J. WAGNER zählen neun Segmente; auch bei diesen ist die Zählung wieder verschieden. HALLER schreibt gar: »Das normale Weibchen *Rhynchopsyllus* bietet vollkommen den für die Puliciden allgemein geltenden Körperbau dar. Wir bemerken an ihm einen achtgliedrigen Hinterleib.« Mit dieser Ansicht steht HALLER wohl ziemlich isoliert da.

Obgleich auch ich, wie LANDOIS, zehn Segmente zähle, kann ich mich doch mit seiner Zählung nicht einverstanden erklären.

Zunächst möchte ich gleich LANDOIS' Behauptung entgegentreten, »daß die weibliche Geschlechtsöffnung mitsamt dem Mastdarm in die äußere Kloakenöffnung ausmündet«. Wie ich im ersten Teil gezeigt habe, befindet sich der Anus vom zehnten Segment, nach meiner Zählung (Fig. 6) eingeschlossen und durch das Sternit dieses Segments von der Vaginalspalte getrennt; danach ist LANDOIS' Behauptung hinfällig. Mein Untersuchungsergebnis ist auch von WAGNER gefunden worden, der als erster Schnitte durch das Abdomen gemacht hat.

Die weibliche Geschlechtsöffnung soll nach LANDOIS eine dreieckige, nach unten spitz zugeschlitzte Öffnung darstellen; er bildet auch auf seiner Taf. IV, Fig. 6 die Öffnung als dreieckige Spalte ab.

Auf Transversalschnitten zeigt sich aber die Öffnung als ein auf einer schmalen Seite stehendes Rechteck (Fig. 6). Dieser Irrtum ist, wie aus der Figur LANDOIS' ersichtlich, wahrscheinlich dadurch entstanden, daß er bei seinen Präparaten das Chitinskelett abgelöst hat und von obenher durch ein Deckglas die Teile flach drückte, dadurch sind die »Schuppen« des Sternits des neunten Segments, dessen beide Hälften flügelartig nach hinten hinausstehen, in ihren ventralen, breiten Teilen gegeneinander gedrückt worden. Es erscheint dadurch die stumpfe Spitze des Sternits vom achten Segment etwas zu kurz und es entsteht auf diese Weise ein Lumen in der Gestalt eines Dreiecks, während es in Wirklichkeit ein Rechteck ist. Auf demselben Bilde zeigt LANDOIS das zehnte Leibessegment mit dem seitlich und unten mit ihm in Verbindung stehenden Zapfen (Appendices) (Fig. 16 *ap*). Er zeichnet auch zwischen diesen Zapfen ein chitinöses Verbindungsstück mit nach unten stehenden Borsten; daß aber ventral von diesem Verbindungsstück und den Zapfen (Appendices) eine andre Chitinplatte, das Sternit des zehnten Segments sich befindet, hat er nicht sehen können, ebenso daß zwischen beiden Platten der After liegt, denn die ventrale Platte, sowie den After, hat er durch den Druck von oben her aufeinander gedrückt und dadurch unsichtbar gemacht.

LANDOIS behauptet ferner, daß bei dem Eindringen des Penis in die Geschlechtsöffnung, »die spaltenförmige Kloakenöffnung durch die jederseits an den vorderen Rand der ventralen Schiene des neunten Ringels sich ansetzenden Musculus longitudinalis abdominis ventralis, der im achten Ringel seinen Platz hat, dilatiert würde«. Er gibt daher beim Weibchen diesem Muskel den Namen »Musculus dilatator cloacae«. Dann sagt er: »daß ein Eindringen des Penis gar nicht anders möglich wäre, da in der Ruhe die Kloakenöffnung durch die vielen sich kreuzenden, starren Borsten gleichsam vergittert erscheint«. Der Penis ist ein langes und dünnes Organ, das durch Chitin gestützt wird. Sehen wir uns nach meiner obigen Beschreibung die Vagina an, so sehen wir in derselben eine Rinne auf der Dorsalseite des achten Sternits (Fig. 7 *su*). Diese unteren Teile des Segments sind nicht beborstet, darüber ist der Raum »vergittert«. Ich glaube daher annehmen zu müssen, daß der Penis in dieser Rinne gleitet, die schließlich, wie oben beschrieben, sich in die Bursa copulatrix fortsetzt. Ein Auseinandertreten der »Schuppen des neunten Segments« ist dabei nicht nötig. Ich kann mir dieses Auseinanderrücken der Schuppen durch den Zug des Musculus longitudinalis abdominis ventralis nicht recht vorstellen, finden wir doch bei den Puliciden fast in allen Segmenten transversal von einer Wand zur andern verlaufende Muskeln, die sich in den Sterniten der Segmente befinden und die doch sicher nicht dazu dienen, den hinteren Rand der Segmente zu erweitern, sondern für die Elastizität bei den starken Sprüngen der Flöhe von Wichtigkeit zu sein scheinen. Außerdem macht gerade dieser Muskel unterhalb der Vagina, wie ich oben (Fig. 7 *mta*) beschrieb, einen dorsalwärts konkaven Bogen. Er ist also nicht zwischen seinen Angriffspunkten straff gespannt und würde daher, wenn er die vorderen Ränder des Segments gegeneinander nähern sollte, einen großen Teil seiner Arbeit gebrauchen, ehe er sich straff zwischen die Angriffspunkte spannt und erst den Rest seiner Kraft zur Näherung der Segmentränder verwenden können. Wenn die beborsteten freien Ränder der »Schuppen« (Costalia) sich dilatieren sollten, so müßten sie an einem zwischen dem Anheftungspunkte des Muskels und dem beborsteten Rande gelegenen Punkte fixiert sein, sonst wäre ein Dilatieren überhaupt nicht möglich. Es ist ein Auseinandertreten zweier paralleler Flächen an der einen Seite nur dann denkbar, wenn sie an der andern Seite gegeneinander gezogen werden und sich zwischen beiden Enden ein fixierter Drehpunkt befindet. Auf Frontalschnittserien, die diesen fixierten Punkt hätten zeigen müssen, habe ich mich von dessen Existenz nicht überzeugen können. Wenn sich die »Schuppen« dilatieren und dadurch die Borsten auseinander treten würden, die den dorsal von der ganz ventral liegenden Vaginalspalte sich befindenden Raum verschließen, so würde der Penis in eine große Höhle geraten, an deren tiefster Stelle sich schließlich ein Rohr befindet, in das er eindringen könnte. Ich glaube, es wäre dem Flohmännchen fast unmöglich, die Copulation zu vollziehen, wenn nicht der Raum mit Ausnahme der Rinne durch das Gitterwerk verschlossen wäre. Leider ist es mir nicht möglich gewesen, Flöhe in Copula töten zu können. Auch bei dem schnellsten Abtöten, durch plötzliches Begießen mit einer 60° warmen Sublimatalkohollösung, trennten sich die Tiere voneinander, trotzdem die Männchen starke Haftapparate besitzen, die äußeren Geschlechtsteile von festem Chitin sind, und man annehmen müßte, daß die Tiere nicht imstande wären, sich so schnell zu trennen. Auch bei meinen Betäubungsversuchen mit Chloroform wurde die Copulation gestört. Mehrfach habe ich auf Präparaten gesehen, daß bei den in Copula getöteten Flöhen das Penisende abgebrochen in der Bursa zurückblieb, was bei der ungestörten Copulation von mir niemals beobachtet wurde. Keins von den begatteten Weibchen auf meinen Präparaten hatte in der Bursa ein Penisstück.

Nach obigen Ausführungen würde der von LANDOIS für den querverlaufenden Muskel gefundene Name Musculus dilatator cloacae unzutreffend sein, denn er erweitert, wie ich glaube bewiesen zu haben, die Schuppen nicht und eine Kloake ist überhaupt nicht vorhanden. Man kann diesen Muskel, wie ich schon vorgeschlagen habe, Musculus elevator vaginae nennen (siehe oben), denn sein Hauptzweck besteht wohl im Heben der ventralen Vaginalwand. Auch der andre von LANDOIS gegebene Name Musculus longitudinalis abdominis ventralis ist nicht recht glücklich gewählt, da der Muskel quer d. h. transversal zur Medianebene des Flohkörpers verläuft und nicht longitudinal, also parallel zur Medianebene. Es hat ferner fast jedes Segment einen solchen Muskel aufzuweisen. Man könnte vielleicht alle diese Muskeln mit dem gleichen Namen »Musculus transversus abdominis ventralis« bezeichnen mit dem Zusatz Nr. I, II, III usw., je nach dem Segment, in dem sich der Muskel befindet; dann wäre der letzte Quermuskel beim Weibchen der Musculus elevator vaginae.

WAGNER hat auf seinen Transversalschnitten richtig gefunden, daß der After vom letzten Leibessegment eingeschlossen wird und gar nichts mit der Vaginalöffnung zu tun hat. Er beschreibt aber das Sternit meines zehnten Segments, die ventral vom After gelegene Chitinplatte, als zum neunten gehörig, ebenso wie er auch das Tergit dieses Segments zum neunten zählt. Die Costalia des neunten, also die Schuppen LANDOIS', die letzterer zu seinem neunten Segment zählt, rechnet WAGNER zum achten. Das Tergit des neunten Segments mit den Gefühlshärchen ist bei WAGNER das Notum des neunten Segments, bei LANDOIS das zehnte und letzte. Nach meiner Meinung müssen nun aber die beiden Chitinplatten, mit den Appendices, die den After einschließen, als ein zehntes Segment gezählt werden, denn sie entstehen aus dem zehnten Segment der Larve. Die beiden Schuppen LANDOIS', meine Costalia, gehören, wie ich oben entwicklungsgeschichtlich nachzuweisen mich bemüht habe, nicht zum achten, wie WAGNER sagt, sondern zum neunten Segment, zu dem mit den Gefühlshärchen[1].

WAGNER beschreibt auf dem Notum seines neunten Segments besondere Gebilde in Gestalt von Sternchen, die im Zentrum ein langes, feines Haar besitzen und oft acht Strahlen haben. Diese Gebilde sind, wie ich oben schon beschrieb, keine Sterne, sondern Kelche, Tönnchen. Sie sind von Chitinleisten nach Art der Dauben bei Fässern eingeschlossen. Wenn man einem Faß den einen Boden abnehmen und dasselbe dann von oben betrachten würde, so erscheint, wenn die Dauben stark ausgebuchtet sind, die Wand des Fasses strahlenförmig. Ich habe immer acht Chitinstücke gezählt, die die Wand bilden; ein Irrtum ist aber leicht möglich, je nach der verschiedenen Einstellung bei der starken Vergrößerung, die man wegen der Kleinheit dieser Gebilde anzuwenden genötigt ist. Man zählt dabei leicht eine von den Dauben doppelt, indem man erst den oberen, dann den unteren Teil zählt (Fig. 12, 9 *sens*).

---

[1] LANDOIS' Taf. IV, Fig. 6 ist an dieser Stelle ziemlich unklar, die Anheftungsstelle ist sehr undeutlich gezeichnet.

Die Zahl dieser kleinen Kelche beträgt beim Hundefloh, Männchen wie Weibchen, 14 jederseits, also in Summa 28. Diese Zahl scheint konstant zu sein, jedenfalls ist es mir nicht gelungen, eine andre Zahl zu finden, obgleich ich eine große Menge von Präparaten daraufhin untersuchte.

Wagner erkennt bei den Flöhen nur neun Abdominalsegmente an, er schreibt S. 241: »Woher Landois sich geirrt hat, weiß ich nicht recht zu erklären, da er auch neun Abdominalstigmen aufzählt.« Die Erklärung ist meines Erachtens nicht so schwer zu finden, da sowohl Landois wie Wagner einen Fehler gemacht haben. Taschenberg, dessen Arbeit Wagner zur Verfügung stand, denn er führt sie in seinem Literaturverzeichnis an, hat den Fehler Landois' sehr wohl herausgefunden und richtig gestellt. Es wundert mich daher, daß Wagner den Fehler nicht entdecken konnte. Landois sagt nämlich S. 30: »Die übrigen acht Stigmen haben ihren Sitz zur Seite des Abdomens in den dorsalen Schienen der Segmente 2—9, dem vorderen Rande derselben etwas näher gerückt. Das letzte Stigma liegt etwas versteckt in dem unteren Winkel des dorsalen Blattes des neunten Segments von den vielen Härchen dieses Ortes dicht umwachsen.« Wagner schreibt S. 242: »Woher Landois die überflüssige Dorsalschiene mit dem Stigmenpaar hat, ist mir unaufgeklärt. Alle von mir untersuchten Flöhe haben nur sieben Stigmen, das achte liegt auf den flügelartigen Schuppen; die erste und letzte Dorsalschiene haben keine Stigmen, folglich gibt es auf dem Hinterleib der Flöhe nur neun Dorsalschienen.« Landois' erstes Stigma ist das Metathorakalstigma, denn das erste Abdominalsegment hat bei der Imago kein Stigma. Landois hält, wie auch schon Taschenberg richtig gefunden hat, die flügelartigen Schuppen des

Metathorax für das Sternit des ersten Abdominalsegments. Das erste Segment besitzt kein Stigma und hat kein Sternit, dasselbe wird nach der Verpuppung rudimentär und ist später nicht mehr nachweisbar (Fig. 5 *1*, Fig. 12 *1*). Der Unterschied in der Zählung der beiden Autoren liegt im achten und neunten Segment. Landois hat einen Fehler begangen, indem er auf dem Tergit der Dorsalschiene seines achten Segments ein Stigma beschreibt. Das achte Segment Landois' hat tatsächlich kein Stigma, ein solches befindet sich erst hinter seiner achten Dorsalschiene zwischen den Borsten, also auf seiner neunten Dorsalschiene. Er hat daher ein Stigma zu viel beschrieben und aus der Dorsalschiene des achten Segments zwei Dorsalschienen gemacht. Die Dorsalschiene des neunten Segments Landois' gehört unstreitig zum achten Segment, denn beide sind fest verwachsen, während sich zwischen den andern Segmenten Gelenke befinden (Fig. 12 *8*×). Bei der Larve befindet sich das letzte Stigma auf dem achten Abdominalsegment, es ist daher undenkbar, daß es bei der Imago um ein Segment weiter analwärts gerückt sein kann, oder sich gar rostral ein Segment mit Stigma eingeschoben hat.

Auch Wagner hat nach meiner Meinung die beiden letzten Segmente nicht richtig erkannt (Fig. 1 seiner Taf. VII zeigt die Teile nicht scharf hervorgehoben).

Er beschreibt das Notum des achten Segments für die Männchen S. 239: »Das Notum des achten Segments unterscheidet sich einigermaßen der Form nach von den übrigen Dorsalschienen des Hinterleibes; es ist nämlich an seinem hinteren Rande stark ausgeschnitten und hat dadurch die Gestalt eines unregelmäßigen Biskuits, auf dessen erweiterten Enden sich das siebente Abdominalstigma befindet, welches dem hinteren Rande der Schiene näher liegt, als dem vorderen, während die Stigmen der vorhergehenden Segmente sich beinahe in gleicher Entfernung vom Vorder- und Hinterrande befinden. In der Beborstung und Behaarung bietet das achte Segment keine Abweichung. Ein weiterer Unterschied zwischen dem Notum des achten Segments und den vorhergehenden besteht in dem oben beschriebenen Bau seines Stigmas, in seiner verhältnismäßig unbedeutenden Länge.« Das Notum des achten Segments bei den Weibchen beschreibt er S. 249: »Nach der Ähnlichkeit des achten Segments nehme ich mit Landois (der, wie gesagt, dieses Segment für das neunte hält) in demselben, wie in den vorhergehenden Ringen des Hinterleibes, einen Ventral- und einen Dorsalteil an. Das Notum desselben, auf welchem das letzte Stigmenpaar der Flöhe sich befindet, ist in zwei Teile geteilt und ein jeder derselben auf die Bauchseite gerückt. Die Ventralschiene besteht auch aus zwei Hälften, jede derselben ist an den Seiten der Geschlechtsöffnung gelegen und verschmilzt mit der entsprechenden Hälfte der Dorsalschiene. Der obere Rand der Ventralschiene biegt an den inneren Wänden der Geschlechtsöffnung in dieselbe hinein. Wenn wir durch das Ende des Hinterleibes einen Querschnitt machen, so erhalten wir eine Zeichnung, wie Fig. 33 sie darstellt; hier sieht man deutlich, wie die Ventralschiene des achten Segments auf die inneren Wände der Geschlechtsöffnung übergeht. Dieser Teil der Schiene ist dicht mit Borsten bedeckt, welche bei normalen Bedingungen aus der Geschlechtsöffnung hervorstehen. Auf diese Weise stellt die hintere Hälfte der Schienen des achten Segments die achte Ventralschiene des Hinterleibes beim Weibchen dar und die vordere mit dem Stigma am Ende entspricht der Dorsalschiene.«

Aus beiden Beschreibungen des achten Segments scheint es, als ob WAGNER auch nur die vertikal stehende Platte, also LANDOIS' neuntes Tergit, als Notum des achten Segments beschreibt, denn sowohl beim Männchen, wie beim Weibchen ist das Notum dorsalwärts geschlossen wie die vorhergehenden Segmente, nur daß dieses Segment am hinteren Rande die beborstete Platte mit dem letzten Stigma hat. Er sagt: »In der Beborstung bietet das Segment keine Abweichung«, ich habe bei beiden Geschlechtern den »biskuitförmigen Teil« stark beborstet gefunden. Ein Unterschied besteht nach seiner Beschreibung in dem Bau des Stigmas und in seiner verhältnismäßig unbedeutenden Länge. Das Segment mit dem Anhang ist breiter als jedes der vorhergehenden. Ich glaube annehmen zu müssen, daß WAGNER vielleicht durch LANDOIS irregeführt wurde und den wagerechten Teil des achten Segments, in dem LANDOIS das Stigma zeichnet, auch für das Tergit des vorhergehenden Segments gehalten hat. Beschrieben hat er diesen Teil nicht. TASCHENBERG hat, wie schon oben gesagt, den Fehler LANDOIS' richtig herausgefunden.

Die Fig. 25 WAGNERS enthält zwischen dem achten und neunten Segment keinen Absatz, wie er beim Hundefloh besteht. Bei letzterem liegt das vorletzte Segment viel tiefer als die vorhergehenden und zwar deshalb, weil der hintere Rand des Tergits des achten Segments, der beborstete Teil mit dem letzten Stigma, fast senkrecht steht (Fig. 12 *8×*). Wenn man einen Floh von der Seite betrachtet, so ist von dem senkrechten Teil des Tergits des achten Segments meist nichts zu sehen, da er von dem wagerechten Teil verdeckt wird.

Die beiden letzten Segmente sind viel kleiner als die vorhergehenden und sind in dieselben von hinten her hineingeschoben. Die Sternite des achten und neunten Segments sind viel breiter als die Tergite, daher kommt die Gestalt des Abdomens, das in seinen hinteren Partien dorsal gebogen zu sein scheint.

Es sollen nach Wagner die Ränder seines achten Segments nach innen umgeschlagen sein, das habe ich beim Hundefloh nicht feststellen können. Meine Transversalschnitte in der Höhe des zehnten Segments zeigten mir für die letzten drei Segmente immer vier verschiedene Chitinstücke, zwei seitliche, ein dorsales und ein ventrales (Fig. 6). Das ventrale ist das Sternit des achten Segments, die beiden seitlichen, die ventral nicht zusammenstoßen, sind die Costalia, das eigentliche Sternit des neunten Segments und endlich dorsal liegt der Chitinring des letzten Segments. Der sich nach innen umschlagende Teil soll dicht mit Borsten bedeckt sein. Nach meinen Schnitten ist nur der freie Rand der Costalia mit einer Reihe von Borsten besetzt, nicht aber das Sternit des achten Segments. Die Borsten der beiderseitigen Costalia bilden, indem sie schräg nach innen und gegeneinander geneigt sind, eine Art Gitterwerk vor der Vaginalöffnung. Die Borsten stehen auf der äußeren Wand der Costalia, am Rande derselben, so daß man auch wohl nicht sagen kann, sie stehen aus der Geschlechtsöffnung hervor, sondern sie schützen die Vaginalspalte von außen her. Die der Vagina zugekehrte Wand des Sternits vom achten Segment ist auch bei dem Hundefloh nur mit einer zarten, chitinösen Intima ausgebildet, wie Wagner in seiner Figur richtig zeigt, nur besteht, wie gesagt, zwischen den Costalia und dem ventralen Stück, wie meine Fig. 6 zeigt, kein Zusammenhang. Da nun Wagner auf den andern Figuren von Transversalschnitten den Chitinmantel ohne Unterbrechung als dunklen Rand zeichnet, so möchte ich annehmen, daß die Verhältnisse bei *Vermipsylla Alacurt* Schimk. nicht anders liegen als beim Hundefloh. Nach den Figuren Wagners zu urteilen, können nur ganz geringe Unterschiede vorhanden sein. Wagner sagt S. 250 selbst: »Beim Hundefloh sehen wir einen im allgemeinen ähnlichen Bau der letzten Segmente des Hinterleibes des Weibchens.« Ein Unterschied besteht meines Erachtens nicht; nur ist für beide eine andre Zählung notwendig, weil eine andre Verbindung der einzelnen Segmente, als von Wagner angegeben, besteht.

Nach Wagners Beschreibung ist das achte Segment des Weibchens sowohl dorsal wie ventral nicht geschlossen, denn er sagt: »Das Notum desselben ist in zwei Teile geteilt und ein jeder derselben auf die Bauchseite gerückt. Die Ventralschiene besteht auch aus zwei Hälften, jede derselben ist an den Seiten der Geschlechtsöffnung gelegen und verschmilzt mit der entsprechenden Hälfte der Dorsalschiene.« Wenn das achte Segment ventral nicht geschlossen wäre, so müßte das Sternit des siebenten Segments ventral den Abschluß bilden, was WAGNER bestreitet. Das achte Segment ist ventral tatsächlich geschlossen, wie es auch seine Figur zeigt, es kann also nicht, wie er sagt, die Ventralschiene aus zwei Hälften bestehen, ebenso ist beim Hundefloh das achte Segment sowohl ventral wie dorsal geschlossen. Diese Ansicht vertritt auch TASCHENBERG (29), indem er S. 24 schreibt: »Beim Weibchen ist die dorsale Schiene des achten Segments auf Kosten der ventralen sehr vergrößert und stellt breite, rundliche, am oberen und hinteren Rande etwas ausgeschweifte Platten dar, die so tief hinabreichen, daß die ventrale Schiene fast nur die Bauchkante einnimmt.«

TASCHENBERG hat aus dem achten und neunten Segment LANDOIS' ein Segment gemacht. Die Tergite dieser beiden Segmente LANDOIS' stellen auch nach meiner Auffassung tatsächlich nur ein Tergit dar, mit einem, dem letzten Stigma. Es bleiben aber die Ventralschienen der beiden Segmente übrig, auch diese hat TASCHENBERG vereinigt, indem er die beiden Costalia, die nach meinen Beobachtungen zum neunten Segment gehören müssen, als erweiterte Tergitenden des achten Segments beschreibt. WAGNER beschreibt sie als eigentliches Sternit des achten Segments.

SCHIMKEWITSCH, der zuerst *Vermipsylla Alacurt* beschrieb, sagt vom achten Segment: »Es hat keine dorsale Schiene und wird nur durch zwei ventrale Schienen dargestellt, die von viel ansehnlicherer Größe als die andern sind, und sie sind auf dem Unterleibe voneinander abgeschoben. Diese Schienen haben auch die Form eines Halbmondes, der mit seiner Konkavität nach unten gerichtet ist. Auf dem vorderen Zweige des Halbmondes befindet sich das Stigma des achten Segments und auf den hinteren eine ovale Fläche, die dicht mit Härchen belegt ist.« Nach ihm ist, wie nach WAGNER, das Segment weder dorsal noch ventral geschlossen. Er erkennt aber gar kein Tergit bei dem Segment an. Nach seiner Beschreibung befindet sich auch das letzte Stigma auf dem vorderen Ende des Halbmondes. Es liegt nach ihm das Stigma also nicht in dem beborsteten Teile, indem es beim Hundefloh sich befindet. Da nun alle Stigmen des Abdomens auf den Tergitplatten liegen, ist der Teil, auf dem das Stigma liegt, d. h. das vordere Halbmondende, auch wohl als Tergit anzusprechen, wie es auch von Wagner und den andern Autoren geschehen ist, denn Schimkewitsch ist der einzige, der ein Tergit nicht anerkennt. Auch beim Hundefloh liegt das letzte Stigma in dem beborsteten Teil des Tergits des achten Segments. Nach Wagner liegt das Stigma bei *Vermipsylla* ziemlich an derselben Stelle, wo es auch beim Hundefloh liegt. Die Beschreibung scheint mir bei Schimkewitsch vielleicht nicht ganz zutreffend zu sein.

Aus obigen Beispielen sehen wir, daß besonders die Deutung des achten Segments den Autoren Schwierigkeiten gemacht hat und daß auch heut noch eine Einigung nicht erzielt ist. Es ist auch sehr schwer, die einzelnen Teile richtig zusammenzustellen, wenn man das fertige Tier daraufhin untersucht. Eher läßt sich schon ein Urteil darüber bilden, wenn wir uns die Teile bei der Larve ansehen, sie nach der Verpuppung wieder aufsuchen und sie bis zum Ausschlüpfen der Imago verfolgen.

Die Larve hat eine zylindrische, walzenförmige Gestalt mit zehn Abdominalsegmenten, wie ich oben beschrieben habe, und wir sehen, daß sich bei den weiblichen Larven die äußeren Geschlechtsanlagen zwischen dem achten und neunten Segment bilden. Betrachten wir eine Puppe kurz nach der Verpuppung, so sehen wir, daß dieselbe schon mehr oder weniger ihre zylindrische Form eingebüßt hat und kompreß geworden ist. Die letzten beiden Segmente, also das neunte und zehnte, werden eingezogen. Die Puppe verliert dadurch die parallelen Ränder der Ventral- und Dorsallinien (Fig. 5); die ventralen Teile der Segmente bauchen sich aus, die dorsalen werden ineinander geschoben. Die Puppe wird dadurch kürzer als die Larve war. Bis zum achten Segment ist die Verkürzung nicht so auffallend, am meisten leidet das vorletzte (neunte) Segment. Seine Ventralseite wird senkrecht gestellt und verschließt unter dem zehnten Segment das Abdominalende; dadurch kommt die Vaginalspalte auf das Sternit des achten Segments zu liegen. Aus dem Sternit des neunten Segments der Larve, unter dessen Tergitplatte sich »das Sinnespolster« anlegt, bilden sich, sobald die Puppe ihre normale, kompresse Gestalt angenommen hat, vielleicht durch eine Trennung in der Medianebene die beiden Costalia, die also unterhalb der ventralen Wand des letzten Segments und oberhalb des achten liegen. Die Costalia hängen nicht, wie Landois angegeben und gezeichnet hat, mit dem biskuitförmigen Teile des achten Segments, sondern mit dem Tergit des neunten zusammen. Bei dem ausgebildeten Insekt verbinden sich die einzelnen Teile der letzten Segmente ziemlich fest und dadurch, daß sie sehr stark ineinander geschoben sind, wird es schwer, die richtige Verbindung derselben herauszufinden. Aus allem oben Gesagten: daß die Costalia aus dem ventralen Teil des neunten Abdominalsegments der Larve entstehen, ventral von dem Tergit dieses Segments liegen und außerdem mit der Tergitplatte verbunden sind, glaube ich berechtigt zu sein, die Costalia als Sternit des neunten Segments ansprechen zu können.

Haller (5), der, wie schon oben kurz angegeben, nur acht Segmente zählt, beschreibt die »sattelförmige Platte« mit den Gefühlshärchen als achtes und letztes Segment näher, sagt dagegen nichts von den vorhergehenden Segmenten, so daß ich annehme, er hat gegen die andern Untersucher ein Segment zu wenig gesehen. Er sagt: »Am ausgebildeten Tiere zählen wir nur sieben Abdominalstigmen, dasjenige des achten Ringes fehlt gänzlich.« Er hat also auch sieben Stigmen bis zu dem Tergit seines letzten, achten Segments gefunden. Da das erste Segment kein Stigma hat, so müssen auch bei *Rhynchopsylla* neun Segmente vorhanden sein, oder richtiger gesagt, die sattelförmige Platte mit den Härchen das Tergit des neunten Segments sein.

Fassen wir kurz die Beobachtungen zusammen, so ergibt sich daraus: das Abdomen der Flöhe hat sieben Stigmenpaare (Taschenberg, Haller, Schimkewitsch und Wagner). Landois hat neun gefunden; er beschreibt auf seinem achten Segment ein Stigmenpaar, das tatsächlich nicht vorhanden ist und zählt die Metathorakalstigmen als erste. Danach bleiben in Wirklichkeit auch für seine Beschreibung nur sieben Stigmenpaare bestehen, wie schon Taschenberg gezeigt hat. (Nach meiner Auffassung gehört das Sternit seines neunten Segments, »die Costalia«, als Sternit zu der Sinnesplatte.) Das erste auf dem zweiten, das siebente auf dem achten Segment; das nächste, neunte Segment, ist das mit den Gefühlshärchen, das von allen Autoren als letztes angesehen wurde. Taschenberg, Schimkewitsch und Wagner zählen die Sinnesplatte als Notum des neunten Segments. Landois hat ein Tergit zuviel gezählt, die Tergite seines achten und neunten Segments gehören zusammen, danach ist auch bei ihm diese Platte die eigentliche neunte. Haller allein hat ein Segment zu wenig, woher der Irrtum entstand, ist aus seinen sehr kurzen Angaben nicht ersichtlich. Der streitige Punkt ist das achte Segment. Hier gehen die Ansichten und Beschreibungen auseinander. Landois hat ein Tergit zuviel, dagegen will Taschenberg, der das neunte Tergit Landois' nicht anerkennt, auch die beiden

Sternite des Landoisschen achten und neunten Segments vereinigen, womit ich mich nicht einverstanden erklären kann. Schimkewitsch erkennt für das achte Segment kein Tergit an, das letzte Stigma liegt also nach seiner Auffassung auf einem Sternit. Wagner beschreibt dagegen ein Sternit und ein Tergit, rechnet aber die Costalia auch zum achten Segment.

Wir sehen, daß die Ansichten über die Zählung der Segmente bisher ziemliche Verschiedenheiten darbieten. Wenn ich zu der Zahl von zehn Segmenten komme, so stimme ich bis zum neunten den früheren Autoren bis auf einige Abweichungen zu. Die Gefühlsplatte ist das Tergit des neunten Segments. Mein zehntes Segment liegt hinter dem letzten der früheren Autoren. Ich habe bei der Larve zehn Segmente beschrieben, die Gründe dafür habe ich oben angegeben. Bei der Imago habe ich nun hinter der Gefühlsplatte einen Chitinring gefunden, der aus dem zehnten Segment der Larve entsteht, und ich zähle diesen Ring als zehntes Segment. Beschrieben sind einzelne Teile dieses Segments schon von Landois, Taschenberg und Jul. Wagner. Daß der After von einem Chitinring eingeschlossen wird, ist zuerst von Wagner auf seinen Transversalschnitten erkannt worden, ohne daß ihm die Bedeutung dieses Ringes als zehntes Segment klar geworden ist. Landois und Taschenberg beschreiben die beiden Appendices und die dorsale Chitinverbindung zwischen beiden als Anhang zum neunten Segment; das Tergit dieses zehnten Segments ist mit dem des neunten nicht mehr gelenkig verbunden; die Segmente sind trotzdem aber nicht so fest vereinigt, daß ihre Vereinigungsstelle nicht deutlich sichtbar wäre. Landois hat auf seiner Taf. IV, Fig. 6 die dorsale Platte abgebildet und dabei ebenfalls eine deutliche Grenze angegeben. Die ventrale Platte dieses Segments hat Landois, wie schon oben gezeigt, wohl deshalb nicht gesehen, weil er das abpräparierte Chitin der letzten Segmente von hinten her durch ein Deckglas auf den Objektträger gedrückt hat, wodurch die beiden Platten aufeinander zu liegen kamen und sich vollständig deckten. Wagner, der, wie gesagt, sie zuerst auf Transversalschnitten nachgewiesen hat, beschreibt die Platte als Sternitplatte zum neunten Segment.

Das Notum mit den Gefühlshärchen, das letzte Segment aller früheren Autoren, besteht bei ihnen mit Ausnahme Wagners nur aus der Tergitplatte, ich habe als Sternit die Costalia hinzugefügt; Wagner hat das Sternit meines zehnten Segments als dasjenige des neunten beschrieben. Die Platte mit den Sinneshärchen scheint allen

Flohspecies eigen zu sein, denn alle von TASCHENBERG (29) und J. WAGNER, in den neuen Arbeiten (31—33), beschriebenen Flöhe haben diese Platte mit den Härchen. Sie findet sich außerdem im männlichen und weiblichen Geschlecht und scheint bei der Copulation einen Zweck zu haben. Bisher ist von den Autoren vermutet worden, daß die Härchen Gefühlshärchen seien. Mir ist es durch feinere Schnitte gelungen, unterhalb der Härchen Nervenzellen nachzuweisen und bei der Puppe eine Verbindung der Platte mit dem letzten, achten, Abdominalganglion zu entdecken. Über meine Vermutungen, weshalb ich diese Verbindung bei der Imago nicht nachweisen konnte, siehe oben in meiner Beschreibung dieser Teile. Immerhin habe ich unter der Platte unter jedem Härchen bei der Imago einen Nervenknoten gefunden. Mit Ausnahme WAGNERS beschrieben alle Autoren die Stelle, auf der die Gefühlshärchen stehen, als einen hellen Chitinring. Es steht allerdings das Härchen auf einem hellen Chitinringe, derselbe ist aber faßartig von Chitinstücken umgeben, wie ich im ersten Teil schrieb. Der Boden dieser kleinen Tönnchen erscheint als ein heller Chitinring; bei der Aufsicht sieht man die Umgebung des Ringes sternförmig, wie WAGNER richtig sagt; es ist aber keine Sternfigur vorhanden, sondern eine solche wird vorgetäuscht durch die Dauben der Tönnchen. Auf Schnitten zeigt sich auch erst die wahre Tönnchengestalt dieser sehr zarten und feinen Gebilde.

Zum Schluß möchte ich noch kurz die Beschreibung der Tracheenendigung durch HALLER (5) bei *Rhynchopsyllus* besprechen. Er sagt: »Wie bereits erwähnt, fehlt das Stigma des achten Segments (seines letzten) unsern Tieren durchaus. Die Tracheen enden daher blind und erleiden wohl infolgedessen eine bedeutende Modifikation. Sie schwellen nämlich zu einer beträchtlichen Blase an, deren Volumen noch durch verschiedene Ausstülpungen, nämlich eine mächtige hintere und zwei kleinere, vordere vergrößert wird (Fig. 12).« Weiter schreibt er: »Der Nutzen der Modifikation des achten Segments ist leicht einzusehen. Wie wir oben erkannten, ist bei dem madenförmigen Weibchen dieser Abschnitt fast gänzlich in den vorletzten zurückgezogen. Ein Stigma wäre daher überflüssig. Ein Luftreservoir leistet hier bessere Dienste, es wird deshalb von den übrigen Tracheen ausgefüllt und versorgt seinen eignen Ring mit dem nötigen Bedarf.« Das letzte Stigma liegt, wie ich oben beschrieben habe, in der Tat in dem biskuitförmigen Teil der senkrechten Platte des achten Segments sehr verborgen, also stark eingezogen. Da sich, wie HALLER schreibt, die »madenförmigen Weibchen«, wenn sie etwa 20 reife Eier im Abdomen haben, sehr stark ausdehnen, so daß die einzelnen Segmentringe ganz auseinander gezogen erscheinen und dennoch das Stigma unter dem Segmentring verborgen bleibt, so spricht dieser Befund HALLERS für meine und TASCHENBERGS Behauptung, daß die senkrechte Platte mit dem letzten Stigma einen Anhang des Tergits des achten Segments darstellt und mit demselben fest verwachsen ist; denn wären die Teile nicht so fest verwachsen, würden sich die beiden Platten voneinander trennen, oder wenigstens in eine Ebene zu liegen kommen, d. h. die senkrechte Platte, der beborstete Anhang, müßte in die wagerechte Lage geraten, also in eine Ebene mit der Rückenkontur; ein Verhalten genau wie beim Hundefloh. Auf seiner Fig. 12 zeichnet HALLER die Trachee genau in dem Verlaufe, den die andern Autoren und auch ich gesehen haben. Er scheint die große becherförmige Stigmenöffnung mit dem starken Tracheenverschluß zusammen als eine große Blase mit Anhängen angesehen zu haben, denn seine Figur läßt darauf schließen, daß auch bei *Rhynchopsyllus* in der Tat ein Stigma sich dort befindet. Die Blase in der Figur stellt genau das becherförmige Stigma dar, nur ohne Öffnung und die Aussackungen liegen an der Stelle des Tracheenverschlusses. Das letzte Stigma liegt auch bei den andern Flöhen ebenso verborgen wie bei *Rhynchopsyllus*, ist bei allen andern Puliciden als Stigma beschrieben worden, und ist in Form und Größe fast gleich; ich glaube deshalb den schönen Gedanken mit der Luftversorgung der letzten Segmente durch eine Blase als einen Irrtum HALLERS auffassen zu müssen.

Diese Ausführungen über die Segmentierungsfrage und über die verschiedenen Ansichten der Zusammengehörigkeit der einzelnen Segmentteile der letzten Segmente mögen als Rechtfertigung für meine Zählung genügen und wir wollen uns nun der Beschreibung der einzelnen Organteile des weiblichen Geschlechtsapparates zuwenden und zunächst betrachten, was bei der Beschreibung der Vagina der früheren Autoren, von der meinigen abweicht.

LANDOIS schreibt von der Vagina: »Nach abwärts setzt sich der Uterus endlich in die Scheide fort, die rings starke Muskelzüge trägt. Die Scheide ruht mit ihrer nach unten gerichteten Wand auf einer im Innern des Abdomens liegenden, knieförmig gebogenen Chitinschiene, mit Bindegewebszügen auf derselben befestigt. Diese Schiene entspricht der gleichbezeichneten Schiene am männlichen Zeugungsorgan.«

Mit der knieförmig gebogenen Chitinschiene meint Landois jedenfalls die von mir in der dorsalen Vaginalwand gefundene, sogenannte Chitinspange, denn ein andres chitinöses Gebilde habe ich im Innern des Abdomens an jener Stelle nicht finden können. Die Figur Landois', Taf. IV, Nr. 7 ist absolut unverständlich und unzutreffend. Die darauf abgebildete Chitinschiene »*i*« kann ich mir anders wie oben angegeben nicht erklären. Der Irrtum ist jedenfalls durch die äußerst schwierige Präparation dieser Teile und die dadurch bedingten Zerrbilder hervorgerufen worden. Die Scheide selbst besitzt eine zarte, chitinöse Intima; es heften sich an den Scheidewandungen starke Muskeln an, auch die Wandungen selbst sind ziemlich stark muskulös.

Wagner beschreibt die Vagina eingehender, nach ihm hat sie dicke Wände, die hauptsächlich aus starker Chitinintima bestehen. Im Gegensatze dazu zeichnet er in seiner Fig. 36 nur die obere Vaginalwand mit einer dicken Chitinintima, die untere dagegen mit einer sehr feinen. Erklären läßt sich der Gegensatz dadurch, daß er in der oberen Wand gerade die von mir beschriebene Chitinspange getroffen hat, die auch bei *Vermipsylla Alacurt* genau dieselbe Form hat wie beim Hundefloh, infolgedessen ist seine Zeichnung richtiger als seine Beschreibung, denn die Vaginalwandungen sind in der Tat nur mit einer sehr schwachen Chitinintima ausgekleidet.

Dann schreibt Wagner: »Die Vagina verfolgend, sehen wir, daß ihre Wände gerade unter der Stelle, wo das Stigma des achten Segments liegt, nach den Seiten hin zwei Auswüchse geben, die an einer kleinen, knopfförmigen Verdickung der Schiene des achten Segments befestigt sind. Diese Verdickung befindet sich gerade auf der Linie, die die Ventralschiene des achten Segments von dessen Dorsalhälfte trennt. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man in den beschriebenen Auswüchsen der Vagina ein Lumen, das man bis zu deren äußeren Ende verfolgen kann, und das da zeigte, daß wir es hier mit zwei seitwärts von der Vagina ausgehenden und bei dem erwähnten Chitinknopf endigenden Kanälen zu tun haben; ob diese sich beim unteren Winkel der Dorsoventralschiene des Hinterleibes nach außen öffnen oder nicht, konnte ich nicht entscheiden. Wozu diese Kanäle dienen, ist mir gleichfalls nicht klar.«

Er findet in den Kanälen eine bräunliche Massenanhäufung, die sich der Farbe nach von Chitin nicht unterscheidet und schreibt weiter: »Ob dasselbe Chitin ist, oder ein durch die beschriebenen Kanäle ausgeschiedenes Sekret, ist schwer zu unterscheiden. Einerseits erscheint diese Masse bei deren Betrachtung von der Oberfläche aus, in Gestalt unregelmäßiger Flecken, was gegen die Annahme derselben für Chitin spricht; anderseits, wie gesagt, konnte ich nicht mit Deutlichkeit die äußeren Kanalöffnungen sehen und in den Kanälen selbst bemerkte ich keine Ablagerung dieser Masse, obgleich das Lumen des Kanals zuweilen mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt ist; wegen der schlechten Konservierung des Materials blieb jedoch die Natur dieser Körnchen zweifelhaft. Es ist sehr möglich, daß diese Auswüchse einfach Bänder sind, auf welchen die Vagina in ihrer Lage erhalten wird. Noch eine andre, ebenfalls sehr wahrscheinliche Voraussetzung ist diejenige, daß diese Kanäle gleichsam die Scheiden für die Zangen des Haftapparats des Männchens während der Copulation bilden, wobei nach der Copulation durch die Kanäle jene obenerwähnte bräunliche Masse ausgeschieden wird, welche die Öffnungen der Kanäle verschließt und auf diese Weise eine neue Copulation verhindert.« Kanäle, wie sie Wagner beschreibt, habe ich nicht nachweisen können, dagegen ist die Vagina, wie ich oben beschrieb, an der Vereinigungslinie der Dorsal- mit den Ventralschienen angeheftet. Auf Querschnitten kann man dadurch leicht getäuscht werden und auf den Gedanken kommen, daß es sich hier um Kanäle handelt. Wenn man aber eine Schnittserie verfolgt, so findet sich die Anheftungsstelle vom Uterus aus bis zur Vaginalspalte immer an der oben beschriebenen Stelle. Chitinknöpfe an den äußeren Teilen habe ich nicht entdecken können, ebensowenig eine bräunliche, körnige Masse in diesen Partien. Ich kann nur annehmen, daß diese Massen durch die schlechte Konservierung, die Wagner selbst zugibt, hineingekommen sind. Damit ist auch die Vermutung, daß die Kanäle als Haftapparat dienen, oder gar eine zweite Copulation verhindern könnten, hinfällig. Wenn die Vagina nicht in all ihren Teilen so erweiterungsfähig wäre, wäre ein Durchtritt der sehr großen Eier unmöglich.

Wenden wir uns nun der Betrachtung der Bursa copulatrix mit dem Receptaculum seminis zu, so muß ich noch einmal wiederholen, daß man aus dem Bilde Taf. IV, Fig. 7 im Landois, eine ganz falsche Vorstellung bekommt. Die Figur Landois' macht den Eindruck, als ob die Bursa dünnwandig wäre, sie besteht aber aus ziemlich dickwandigem Chitin, ebenso wie die beiden Gänge und das Receptaculum. Landois scheint den chitinösen Charakter der Bursa tatsächlich nicht gesehen zu haben, denn auch in seiner Beschreibung spricht er nicht von ihrer chitinösen Wand. Er schreibt, die Befruchtungstasche sei ein in der Mitte ampullenförmig erweiterter Gang, der an der Spitze mit einem Recessus blind endet. Die Form der Bursa habe ich im Teil I beschrieben und in Fig. 13 abgebildet. Man kann nach meiner Abbildung und Beschreibung nicht von einem ampullenförmig erweiterten Gang reden, ebensowenig von einem Recessus an der Spitze.

Das Receptaculum seminis ist in seiner Form richtig beschrieben, auch in der Härte und Färbung der beiden Teile. Landois sagt aber, der untere Teil sei braun, von festem Chitin umgeben, welches auf der Oberfläche quergestrichelte Zeichnungen bilde. Diese quergestrichelten Zeichnungen befinden sich aber nicht an der Oberfläche, sondern es sind Chitinlamellen, die sich im Innern dieses Teils befinden. Ferner hat Landois, wie er sagt, an der Spitze einen knopfartigen Vorsprung bräunlichen Chitins gesehen. Ich habe diesen Chitinknopf auf den vielen Präparaten, die ich angefertigt habe, nirgends gefunden. Ich fand nur, daß dieser hellwandige, mützen- oder wurstförmige Teil stumpf endet.

Die Drüsenzellen um das Receptaculum und den blinden Gang herum, sind von Landois richtig beschrieben, ob die Funktion derselben richtig gedeutet ist, kann ich nicht entscheiden. Ich möchte mich aber der Ansicht Landois' in dieser Hinsicht anschließen. Er hält diese Zellen für Kittdrüsen; sie sollen einen mäßig zähflüssigen, feinkörnigen Inhalt enthalten, der durch den betreffenden Kanal und weiterhin durch die Befruchtungstasche abwärts in die Scheide fließt und einem jeden Ei einen Überzug mitgibt.

Am blinden Ende ist der in der Bursa mündende Gang nur wenig weiter, als in den übrigen Teilen, wie Landois richtig sagt; die kleine, angeschwollene Erweiterung an der Teilungsstelle der beiden Kanäle habe ich nicht entdecken können. Auf der Figur hat Landois einen kleinen Beutel gezeichnet, den meine Präparate nicht zeigen, die Teilungsstelle ist nicht weiter als die andern Teile, der vereinigte Gang ist etwas weiter als jeder der einzelnen Gänge.

Die richtige Gestalt der Bursa ist erst auf Schnitten deutlich zu sehen. Da die Bursawand die Anheftungsstelle zahlreicher Muskeln darstellt, so ergibt sich bei der Herausnahme dieser sehr kleinen Teile leicht eine falsche Form. Erst durch Zusammenstellung von Figuren, wie sie Transversal- und Sagittalschnitte auf Serien zeigen, gelingt es, sich eine richtige Ansicht von der Gestalt der Bursa zu bilden.

Wagner beschreibt diese Teile nicht, auch habe ich sonst nirgends eine genaue Angabe über die Form und den Bau des Receptaculums und der Bursa gefunden.

Das baumförmige, drüsige Gebilde, das analwärts der Bursa in die dorsale Vaginalwand mündet, habe ich nirgends beschrieben gefunden. Auch die Zelllage, die sich um die Bursa herum befindet, hat LANDOIS nicht sehen können, da er keine Schnitte gemacht hat.

Vom Uterus und den Calyces oder Tuben, wie sie LANDOIS nennt, ist nicht viel zu sagen, sie sind auch bei letzterem mit wenig Worten erledigt worden. Wir kommen nun zum letzten aber auch schwierigsten Teil der Geschlechtsdrüsen, den Eiröhren.

Eine Beschreibung der Ovariolen rührt von LANDOIS her, der feinere, histologische Bau ist noch nicht bekannt. Der Endfaden und der daran anschließende Teil der Eiröhren hat nach LANDOIS Fig. 1, Taf. IV keinen Inhalt. Er sagt von dem obersten Ende der Eischnur: »Das leicht ausgezogene Ende der letzteren enthält eine Anzahl sehr zarter Zellen, die alle eine sehr zarte Hülle, einen leicht granulierten sehr weichen Inhalt, einen Kern nebst Kernkörperchen erkennen lassen.« Von dem Inhalt der Endfaden spricht LANDOIS gar nicht. Ich habe in denselben geldrollenartig angeordnete, auf Schnitten spindelförmig erscheinende Kerne gefunden, ähnlich wie sie HEYMONS (8) bei *Phyllodromia* beschreibt. Auch J. GROSS (4) kennt bei den Hemipteren ähnliche Gebilde. Es geht der Endfaden ohne Grenze in die sogenannte »Endkammer« über. Von einer Endkammer im eigentlichen Sinne kann bei den Puliciden nicht gesprochen werden, weil das Keimlager ohne Grenze in die Follikel übergeht, es finden sich keine Nährzellen, wie schon LANDOIS gezeigt hat. An den in der Endkammer sich befindenden Zellen des Keimlagers habe ich die zarte Zellhülle und den Kern mit den Kernkörperchen, die letzterer beschreibt, nicht feststellen können. Das Keimlager stellt eine grobkörnige Masse dar, erst später bildet sich um die einzelnen Kerne ein zarter Protoplasmahof, und es heben sich die Oocyten deutlich ab. Die Follikelepithelzellen erscheinen, als solche deutlich sichtbar, erst etwa bei dem 14. Eifollikel vom reifsten an gerechnet, in den jüngeren liegen sie als kleine Spindelzellen zwischen den Oocyten. GROSS (4) und KORSCHELT (15) beschreiben zwischen den Eikammern eine Schicht von spindelförmigen Zellen. GROSS sagt: »Wenn das junge Ei in die eigentliche Eiröhre hinabrückt, umgeben von einer mehrschichtigen Zelllage, die seinen Follikel zu bilden hat, werden die spindelförmigen Zellen mitgenommen und bilden die Scheidewände zwischen je zwei Eikammern.« Auch bei *Pulex* habe ich diese Scheidewände nachweisen können; sie sind aber bedeutend zarter als sie GROSS für die Hemipteren angibt. Bei letzteren sind sie mehrschichtig, bei *Pulex* stellen sie eine zarte Membran dar, die nur in der Mitte zwischen den beiden Eipolen mehrschichtig erscheint. Bei den Hemipteren liegen die Spindelzellen mehr an der Wand der Ovariole; die Eier der Puliciden sind daher an den beiden Polen abgeflacht, auch bei letzteren ist das Follikelepithel nur einschichtig, nicht wie bei den Hemipteren mehrschichtig. Der Bau der Ovariolen ist dem der Orthopteren sehr ähnlich, nur finden sich z. B. bei *Phyllodromia* die oben beschriebenen Scheidewände nicht. Die Eifollikel stoßen hier dicht aneinander. Der Bau der Kerne im Endfaden, sowie im Keimlager, »Endkammer« ist bei *Phyllodromia* nicht viel verschieden von *Pulex.* Auch der Übergang des Endfadens in die Endkammer und letzterer in die Ovariole ohne eine eigentliche Grenze ist bei beiden gleich. Nach LANDOIS entstehen aus den in der Endkammer indifferenten Zellen die Oocyten und das Follikelepithel. Ich habe, wie oben angegeben, um die Oocyten und das Epithel noch die Membran mit den Spindelzellen gefunden, die die Eier ringsherum umgibt. Die Spindelzellen liegen in der Endkammer mit den andern zusammen und können von letzteren nicht unterschieden werden. Sie differenzieren sich von den Oocyten noch ehe das Epithel deutlich hervortritt, so daß die einzelnen Eier schon in ihren ersten Stadien von dieser kernhaltigen, zarten Membran, von mir Tunica propria genannt, umgeben sind. Sie bleibt auch um die größten Follikel herum deutlich sichtbar. Nach außen, also einen Schlauch um die Eiröhre bildend, befindet sich die zarte, strukturlose Tunica peritonealis. Die Tunica propria ist von LANDOIS auch schon gesehen und als Hüllhaut beschrieben worden. Letzterer sagt: »Eine besonders interessante Erscheinung bildet noch das Vorkommen einer besonderen Hüllhaut an den in der Reifung schon mehr vorgeschrittenen Eiern, welche rings um das Epithel, zwischen diesem und der Wand der Eiröhre gebildet wird. Diese Hüllhaut ist zart und strukturlos, und muß als eine Cuticula gedeutet werden, welche von der Epitheliallage nach außen hin als kontinuierliche Membran abgesondert wird.« Weiter sagt er von der Hüllhaut: »Die äußere Hüllhaut der Eiröhre besteht aus einer strukturlosen Membran, an der jedoch an vereinzelten Stellen längliche Kerne eingelagert erscheinen. Außerdem finden sich an der äußeren Fläche der Hüllhaut Muskelfasern abgelagert, welche eine peristaltische Bewegung der Eiröhre zu bewerkstelligen vermögen, welche ich längere Zeit an einer Eischnur bis zum zweiten Ei abwärts zu beobachten Gelegenheit hatte. Diese quergestreiften Muskelfasern erkennt man nur schwer, da ihre Durchsichtigkeit eine sehr große ist.« Nach LANDOIS soll die Hüllhaut als Cuticula von dem Epithel abgesondert werden. Es erscheint aber in den Eiröhren die die einzelnen Eifollikel umgebende »Hüllmembran« viel eher, bevor ein Epithel nachzuweisen ist. Ich glaube deshalb annehmen zu müssen, daß das Epithel aus den Zellen der Cuticula hervorgeht. Es liegt in den oberen Schichten der Eiröhre die Hüllmembran den einzelnen Eifollikeln viel fester auf als später, bei den reifsten Eiern, auch hat die Hüllmembran in den ersten Stadien viel mehr Kerne als später; namentlich in den Teilen, in denen das Epithel erscheint, ist die Membran besonders kernhaltig. Erst später wird letztere zu einer zarten Membran, in der vereinzelt Kerne sich finden. Die Muskelfasern, die LANDOIS an der äußeren Seite der Hüllmembran gefunden hat, habe ich nirgends nachweisen können.

Wie ich im ersten Teil dieses Abschnittes schon angegeben habe, habe ich an den Stellen, an denen die verdickte Hüllmembran zwischen den Follikeln sich befindet, eine Stelle gefunden, an der das Follikelepithel mit der Oocyte nicht in derselben innigen Verbindung steht, als an den Seiten (Fig. 14××).

Es liegt zwischen beiden eine helle homogene Masse, die auch schon KORSCHELT (15) gesehen hat. Er schreibt darüber: »Ich konnte wenigstens den Anfang der Mikropylbildung, nämlich die Entstehung der Gruben beobachten. Dieselben kommen dadurch zustande, daß die an den beiden Enden der Eikammer gelegenen Zellen zapfenartige Fortsätze bilden. Die Fortsätze ragen in eine den Dotter begrenzende homogene und hell gefärbte Schicht hinein, von der ich nicht zu unterscheiden vermochte, ob sie dem Dotter angehört oder das in der Entstehung begriffene Chorion darstellt, doch ist mir ersteres beinahe wahrscheinlicher, da ich im letzteren Falle gewiß die nach innen laufenden Kanäle wahrgenommen hätte. — Die beschriebenen Fortsätze fand ich nur in größeren Eifächern, in jüngeren ist die Oberfläche der Epithelzellen sanft wellenförmig und später eben. An der Seitenfläche der älteren Eifächer ist das Epithel ebenfalls glatt. — Die Entstehung der Mikropylkanäle selbst, d. h. die feinen Fortsätze an den zapfenförmigen Epithelzellen von *Pulex* zu beobachten, dürfte bei der Kleinheit des Objektes jedenfalls sehr schwierig sein, doch ist es wohl kaum zweifelhaft, daß die Mikropylkanäle auf diese Weise ihren Ursprung nehmen.«

An andrer Stelle sagt er: »Zur Zeit da das Chorion als äußerst feines, cuticulares Häutchen von den Epithelzellen ausgeschieden wird, besitzen diese noch eine sanft wellenförmige Oberfläche.«

Ich kann mich der Ansicht Korschelts nur anschließen. An den Stellen der abgeflachten Pole, an denen sich die schmalen Follikelzellen finden, liegt später der Ring der Mikropylkanäle. Eine Anlage von Kanälen habe auch ich, trotz Anwendung schärfster Vergrößerungen nicht finden können, vermutlich, wie Korschelt sagt: »infolge der Kleinheit des Objektes«. Das Epithel ist an den reifsten Eiern abgeflacht und färbt sich nicht mehr so intensiv, wie an den Eiern, bei denen es in Tätigkeit ist, hier ist der Kern groß und nimmt sehr leicht Farbstoffe auf. Auf der dem Dotter zugekehrten Seite des Epithels ist bei diesem die Zellwand stark ausgebogen, am meisten bei den schmalen Zellen an der Stelle der Mikropylen. Sie ragen hier, wie Korschelt sagt: »zapfenförmig in den Dotter hinein«. Die zwischen dem Dotter und dem Epithel gelegene homogene Masse färbte sich gar nicht, irgend eine Struktur habe ich an ihr nicht feststellen können.

Wenn die verschiedene Lage der Kerne in den Eiern, die man einmal an der Peripherie, dann wieder im Zentrum des Eies findet, und ebenso die wie aufgelöst erscheinende Kontur der Keimbläschen für eine amöboide Beweglichkeit derselben sprechen, so muß auch ich den Keimbläschen der Puliciden eine solche zuerkennen, wie Brandt, Leydig und Korschelt für andre Insekten angeben. Die Kontur der Keimbläschen bei den Puliciden ist eine sehr undeutliche, die Form oft rund, dann wieder länglich und ihre Länge ist sehr verschieden.

Fasse ich kurz noch einmal die Ergebnisse aus meinen Befunden über die Entstehung der einzelnen Zellelemente zusammen, so ergibt sich, daß im Endfaden auf Schnitten spindelförmig erscheinende Kerne sich befinden. Der Endfaden geht ohne bestimmte Grenze in das Keimlager über. Aus demselben gehen die Oocyten und die Hüllmembran hervor. Erst später differenziert sich von der Hüllmembran das Follikelepithel, so daß letzteres von den Zellen der Hüllmembran gebildet zu werden scheint.

Landois hat gefunden, daß wenn er zwei übereinander gelagerte Ovula nebst Epithelialdecken betrachtete, die Zahl der das Ei umgebenden Epithelzellen an dem unteren Ei größer war, als an dem oberen. Ich habe eine Vermehrung der Follikelzellen nicht feststellen können. Nach meinen Befunden ist die Zahl der Zellen ziemlich gleich von dem Augenblick des Auftretens an bis zum reifsten Ei hin.

Nach dem Austritt eines Eies aus der Ovariole bleibt das am vorderen Ende geplatzte Follikelepithel in der Ovariole zurück und degeneriert sehr bald. Es bildet auf diese Weise vor dem nächsten Follikel einen Verschluß, der als Corpus luteum aufzufassen ist. Die Hüllmembran schrumpft und so tritt der nächste Follikel an die Stelle des degenerierten.

Wir haben es bei den Ovariolen der Puliciden mit panoistischen Eiröhren zu tun, wie sie von Brandt bezeichnet worden sind, oder den holoistischen späterer Autoren, da keine Nährzellen vorhanden sind; die Ernährung der Eier wird durch das Follikelepithel bewirkt. Panoistische Ovariolen finden sich nach Brandt: bei Ephemeriden, Perliden, Orthopteren und einigen Coleopteren, so daß die Puliciden in bezug auf den Bau der Eiröhren auf einer ziemlich niedrigen Entwicklungsstufe stehen. Die Ovariolen der Puliciden sind etwas höher entwickelt als die der Orthopteren.

Meine morphologischen Befunde möchte ich kurz dahin zusammenfassen:

1) Larve, Puppe und Imago haben zehn Abdominalsegmente.
2) Geschlecht ist schon bei der halb ausgewachsenen Larve erkennbar.
3) Jedes Larvensegment hat zwei Borstenreihen, das letzte eine.
4) Der Mangel der Augen bei der Larve kann bestätigt werden.
5) Die weibliche Puppe besitzt infolge Verschmelzung ein Ganglion weniger als die Larve. (Die Larve hat acht, die weibliche Puppe sieben Ganglien.)
6) Das Fehlen eines Hypopharynx bestätigt sich.
7) Es besteht eine nervöse Verbindung zwischen dem letzten Abdominalganglion und der »Sinnesplatte«.
8) Bei der Imago finden sich Nervenzellen unter der Sinnesplatte.
9) Das neunte und zehnte Segment haben je ein Tergit und ein Sternit.
10) Das letzte (zehnte) Stigma liegt auf dem Tergit des achten Abdominalsegments.
11) Analwärts der Bursa copulatrix liegt ein drüsiges Organ.
12) Die Eiröhren sind panoistisch.
13) Endfaden und Endkammer gehen ohne Grenze ineinander über.
14) Es bilden sich aus den indifferenten Zellen der Endkammer drei Arten von Zellen: Eizellen, Follikelzellen und die Zellen der Membrana propria.
15) Durch die Membrana propria sind die Eifollikel vollständig voneinander getrennt.

16) Jedes Ei hat an beiden abgeplatteten Polen Anlagen für Mikropylkanäle.

Nach der Beschreibung meiner Untersuchungen über den Bau des Flohes, sowie über die Morphologie der Larve und Puppe, möchte ich mir einige Worte über die Stellung der Puliciden im System erlauben.

Ohne Zweifel sind die Puliciden in eine besondere Ordnung (Siphonaptera Lat. oder Aphaniptera Kirby) zu bringen. Sie einer andern Ordnung anzureihen, scheint mir nicht angängig, denn sie zeigen eine von jeder andern Ordnung mehr oder weniger abweichende Form. Sie werden bekanntlich im System meist den Dipteren angegliedert. Sehen wir uns aber den Bau der Eiröhren an, so erkennen wir, daß die Puliciden darin mit den Dipteren absolut nichts gemein haben. Die Dipteren außer *Sciara* haben meroistische Eiröhren, die Puliciden panoistische. Die Flöhe sind während der ganzen Metamorphose holopneustisch im Gegensatz zu den Dipteren. Sie haben keinen Hypopharynx, die Augen liegen vor den Fühlern und die drei Thorakalsegmente sind getrennt und gelenkig miteinander verbunden. Es finden sich auch in den ersten Stadien der Metamorphose keine Anlagen von Flügeln. Auch besitzen die Larven beißende Mundwerkzeuge, die mit denen einiger Käferlarven verglichen werden können, aber von den Mundteilen der Dipterenlarven absolut verschieden sind. Ich muß daher der Ansicht KÜNKELS (19) widersprechen, daß die Puliciden als springende, parasitäre Dipteren zu betrachten seien. Nach meiner Ansicht ist das von BRAUER aufgestellte System, in dem die Aphanipteren eine vollständig selbständige Stellung zwischen den Dipteren und Coleopteren einnehmen, das einzig Richtige. Die Puliciden besitzen mit keiner Gruppe von Dipteren eine nähere Verwandtschaft (HEYMONS). Durch den Bau der Eiröhren kommen sie einigen Coleopteren nahe (FR. BRAUER), so daß es, wie gesagt, am zweckmäßigsten zu sein scheint, sie als selbständige Ordnung zwischen Dipteren und Coleopteren zu stellen.

Zool. Inst. Berlin, im März 1903.

Literaturverzeichnis.

1. M. Balbiani, Sur l'embryogénie de la Puce. In: Comptes rendus de l'Académie des sciences. Tom. LXXXI. 1875.
2. L. Brüel, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Annexen von Calliphora erythrocephala. In: Zool. Jahrb. Bd. X. 1897.
3. F. Dahl, Die Stellung der Puliciden im System. In: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 65. 1899.
4. J. Gross, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren; zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. In: Diese Zeitschr. Bd. LXIX. 1901.
5. P. Haller, Rhynchopsyllus, eine neue Pulicidengattung. In: Archiv für Naturgesch. Bd. I. 1880.
6. Berthold Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. Eine morphologische Übersicht des Tierreichs zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft. 1888—1891.
7. R. Heymons, Die systematische Stellung der Puliciden. In: Zool. Anzeiger. Bd. XXII. 1899.
8. —— Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica. In: Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892.
9. L. O. Howard and L. L. Marlatt, The principal household Insects of the United States. Washington 1896.
10. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1889—1892.
11. E. Korschelt, Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. In: Zool. Anz. Bd. VIII. 1885.
12. —— Ein weiterer Beitrag zur Lösung der Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Ibid. Bd. IX. 1886.
13. —— Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. In: Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.
14. —— Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier.
15. —— Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. In: Nova Act. Acad. Leop. Carol. Vol. LI. 1887.
16. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. 1902.
17. A. Kowalewsky, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. In: Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
18. K. Kraepelin, Über die systematische Stellung der Puliciden. Festschr. zum 50jähr. Jubiläum des Johanneum in Hamburg 1884.
19. J. Künckel, Observations sur les Puces. Pulex felis et Pulex fasciatus. In: Anal. de la Société Entomol. de France. sér. V. Tom. III. 1873.
20. A. Laboulbène, Métamorphoses de la Puce du Chat (Pulex felis Bouché). sér. V. Tom II. 1872.
21. Léonard Landois, Anatomie des Hundeflohs (Pulex canis Dugès). 1865.

22. A. Lécaillon, Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des insectes. I. Culex pipiens L. II. Machilis maritima Latr. Extrait du Bulletin de la Société Entomologique de France. 1900. No. 4 et 10. Ibid. 1901, No. 3, IV. Collemboles. 1901, No. 4, V. Sur les diverses cellules de l'ovaire qui interviennent dans la formation de l'œuf (Thysanoures). 1901 No. VI, Sur la prétendue »cellule pariétale« de l'ovaire des Collemboles et des Thysanoures. 1901, No. 14, VII. Collemboles (suite).
23. R. Leuckart, Über die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekten. In: Arch. f. Anat. u. Physiolog. 1855.
24. J. Pantel, Essai Monographique sur les Caractères extérieurs, la Biologie et l'Anatomie d'une larve parasite du Groupe des Tachinaires. Extrait de la Revue »La Cellule«. Tom XV. I^r. fascicule.
25. S. Pratt, The Anatomy of the Femal Genital Tract of the Pupipara as observed in Melophagus ovinus. In: Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
26. F. Preusse, Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. In: Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.
27. Aug. Joh. Roesel v. Rosenhof, Der Insekten Belustigung. 1749.
28. W. Schimkewitsch, Über eine neue Gattung der Sarcopsyllidae. In: Zool. Anz. 1885.
29. O. Taschenberg, Die Flöhe. Halle 1880.
30. Jul. Wagner, Anatomie der Vermipsylla Alacurt (Schimk.). In: Horae Soc. entomolog. Ross. Tom XXIII. 1889.
31. —— Aphanipterologische Studien. Nr. II. Tom XXVII. 1893.
32. —— dto. Nr. III. Tom XXXI. 1898.
33. —— dto. Nr. IV. Tom XXXV. 1902.
34. B. Wandolleck, Zur Anatomie der cykloraphen Dipterenlarve Platycephala planifrons. Abhandl. und Bericht d. kgl. Zool. und Anthropol. ethnogr. Museums zu Dresden 1899.
35. A. Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria. In: Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1864.
36. S. O. Westwood, An introduction to the modern Classification of Insects. 1840.
37. H. v. Wielowiejski, Über den Bau der Insektenovarien. Krakau 1886. In: Zool. Anz. Bd. VIII u. IX. 1885—1886.

Erklärung der Abbildungen.

Folgende Bezeichnungen gelten für alle Figuren:

an, Anus;
ap, Appendices. Nachschieber der Larve; Anhänge bei der Imago;
at, Antennae;
bu.cop, Bursa copulatrix; Begattungstasche;
c.ad, Corpus adiposum; Fettkörper;
cal, Calyx; Kelch; Tuben;
cap, Caput;
ca, Carina; Leiste;
chi, Chitin;
c.lut, Corpus luteum;
co, Cor;
cost, Costalia; Seitenstücke des neunten Segments (Schuppen Landois');
dp, Deutoplasma; Dotter;

d.obt, Ductus obturatorius = blinder Gang zur Bursa copulatrix;
d.rec.s, Ductus receptaculum seminis; Ausführungsgang des Receptaculum seminis;
du.vag, Duplicatura vaginalis; Vaginalspalte;
♀*ec*, Ectoderm; ectodermale Anlage der ♀ Geschlechtsteile;
♂*ec*, Ectoderm; ectodermale Anlage der ♂ Geschlechtsteile;
fi, Filum; Endfaden der Eiröhre;
fib.vag, Fibula vaginalis; Vaginalspange;
fol.ep, Epithelium folliculi; Follikelepithel;
fol.ov, Folliculum ovarii; Ovarialfollikel;
g.i.o, Ganglion infra-oesophageale; unteres Schlundganglion;
g.s.o, Ganglion supra-oesophageale; oberes Schlundganglion;
gg.ab, Ganglion abdominale; Abdominalganglion;
gg.th, Ganglion thoracale; Thorakalganglion;
gl.sal, Glandula salivalis; Speicheldrüse;
gl.vag, Glandula vaginalis; Drüse in der dorsalen Vaginalwand;
lb, Labium;
lab, Labrum;
md, Mandibel;
♀*me*, Mesoderm; mesodermale Anlage der ♀ Geschlechtsteile;
m.t.a, Musculus transversus abdominis;
mu, Musculus;
mx, Maxille;
mxp, Palpus maxillaris;
oe, Oesophagus;
org.re, Organum rectale; Rectalorgan;
ov, Ovariolen;
pv, Proventriculus; Vormagen;
re, Rectum;
rec.s, Receptaculum seminis; Samentasche;
sg.m, Musculi segmentales; Segmentalmuskeln;
sens, Sinnesplatte;
st, Sternit; Bauchplatte;
stg, Stigma;
su, Sulcus; Querschnitt der Furche der ventralen Vaginalwand;
te, Testes;
tg, Tergit; Rückenplatte;
tr, Tractus; Darm;
tra, Trachea;
tu.per, Tunica peritonealis;
tu.pr, Tunica propria;
ut, Uterus;
vag, Vagina;
val.vag, Valvula vaginalis; Vaginalklappe;
ve, Ventriculus; Magen;
ves.ge, Vesicula germinativa; Keimbläschen;
v.re, Vesicula rectalis; Rectalblase;
v.M, Vas Malpighii;
×, die senkrecht stehende Platte des achten Tergits mit dem letzten Stigma und den Borsten;
××, die Stellen, an denen das Follikelepithel dem Eidotter nicht anliegt; die Anlage der Mikropylkanäle;
×××, Muskel zum Spannen der Vagina;
I, Prothorax;
II, Mesothorax;
III, Metathorax;
1—10, erstes bis zehntes Abdominalsegment;
pe1, erstes
pe2, zweites Beinpaar.
pe3, drittes

Tafel V und VI.

Alle Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeichenapparates angefertigt.

Fig. 1. Eine junge, weibliche Larve, Präparat in toto.

Fig. 2 u. 3. Längsschnitte durch das Abdominalende einer älteren, männlichen Larve. Fig. 3 in der Medianebene geschnitten.

Fig. 4. Medianschnitt einer älteren, weiblichen Larve.

Fig. 5. Eine weibliche Puppe kurz nach der Verpuppung (Kombinationsbild).

Fig. 6—11. Transversalschnitte durch die letzten Abdominalsegmente eines weiblichen Hundeflohes. (Aus einer Schnittserie.)

Fig. 12. Medianschnitt durch das Abdomen eines weiblichen Hundeflohes.

Fig. 12*a*. Das Tergit des neunten Segments, »die Sinnesplatte«, stark vergrößert, mit dem letzten, zehnten Segment.

Fig. 13. Modell (Ton) der Bursa copulatrix mit Receptaculum seminis und mit dem blinden Gange nach Frontal- und Medianschnitten konstruiert.

Fig. 14. Längsschnitt durch eine Ovariole.

Fig. 15. Schema des gesamten weiblichen Sexualorgans mit Anhangsdrüsen.

Fig. 16. Darstellung des ausgebildeten, weiblichen Insekts (Präparat in toto).

Fig. 12 auf Tafel VI ist im Text mit Fig. 12*a* bezeichnet.

Beiträge zur Kenntnis der Bauchsinnesorgane (Bauchaugen) von Eunice viridis Gray sp. (Palolo).

Von

Olaw Schröder.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel VII—VIII und zwei Figuren im Text.

Material und Methoden.

Das Material zu vorliegender Arbeit über die Bauchorgane[1] des *Palolo* verdankt das Zoologische Institut zu Heidelberg der Güte der Herren Geheimrat Ehlers in Göttingen, Geheimrat Möbius in Berlin und Professor Kükenthal in Breslau.

Die von Geheimrat Ehlers übersandten Stücke des *Palolo* entstammen dem Material, welches Herr Dr. Friedländer in Samoa sammelte. Sie waren teils in Osmiumsäure, teils in starker Sublimatlösung oder in Formol konserviert und darauf in starkem Alkohol aufbewahrt worden. Die von Geheimrat Möbius überlassenen Stücke hat Herr Dr. Krämer in Samoa gesammelt und mit Chromsäure fixiert. Die von Professor Kükenthal geschickten Exemplare hatte Herr Dr. Reinicke ebendort gesammelt und in Formol konserviert.

Das Material war für histologische Zwecke ziemlich brauchbar; doch fanden sich vereinzelt schlecht konservierte Stücke darunter. Der Grund hiervon ist jedenfalls, daß diese Stücke schon abgestorben waren, als sie fixiert wurden. Es lagen nur Bruchstücke der epitoken Strecken von männlichen und weiblichen Individuen der *Eunice viridis* vor. Die männlichen Stücke waren fast ganz mit Spermatozoen angefüllt, die besonders die Nephridien vollständig erfüllten. Die weiblichen Stücke enthielten Eier; teilweise waren sie vollständig in die von ihnen entleerten Eimassen eingebettet. Einen

---

[1] Ich ziehe die Bezeichnung »Bauchsinnesorgane« der bisher üblichen als Bauchaugen vor, aus Gründen, die sich im Verlaufe der Arbeit ergeben werden.

Unterschied in der Konservierung zwischen männlichen und weiblichen Exemplaren konnte ich nicht finden. Besonders wertvoll war es, daß sich auch Stücke in größerer Zahl fanden, deren Hinterende vollständig erhalten war. Wenn sich auch die Hoffnung, die Entwicklung der Bauchorgane an ihnen genauer studieren zu können, nicht in vollem Maße erfüllte, so ergab doch die histologische Untersuchung einige bemerkenswerte Aufschlüsse.

Während für die allgemeine Untersuchung der Anatomie eine Schnittdicke von 5—10 μ genügte, erforderte das feinere histologische Studium der Bauchorgane Serienschnitte von nicht mehr als 3—5 μ. Von vielen angewandten Färbungsmethoden gaben folgende die besten Resultate. Nach Vorfärbung mit Boraxkarmin und Differenzierung mit schwach angesäuertem Alkohol wurden die *Palolo*-Stücke ungefähr 12 Stunden in eine $^1/_8\,^0/_0$ige Lösung von Hämatoxylin übertragen. Aus dieser kamen sie in eine $1\,^0/_0$ige Lösung von chromsaurem Kali, worin sie ebenfalls etwa 12 Stunden gelassen wurden. Nach sorgfältigem Auswaschen wurden sie dann auf die bekannte Art in Paraffin eingebettet. Eine zweite Methode, die ich wie die vorige den Angaben des Herrn Professor SCHUBERG verdanke, bestand darin, die Stücke des *Palolo* ebenfalls nach Vorfärbung mit Boraxkarmin, auf etwa 24 Stunden in $1\,^0/_0$ige Osmiumsäure zu bringen. Hierauf wurden sie direkt in Holzessig übertragen, worin sie ebensolange verweilten. Nach langem Wässern wurden die Stücke auf die gewöhnliche Art zum Schneiden in Paraffin eingebettet. Bei Schnittfärbung hatte ich guten Erfolg mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Ferner verwandte ich die VAN GIESONsche Methode. Gute Resultate erzielte ich auch nach Vorfärbung der Kerne mit Boraxkarmin, mit einer Nachfärbung der Schnitte mit $0{,}01\,^0/_0$iger Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natrium in gesättigter wäßriger Pikrinsäurelösung (siehe auch ZUGMAYER: »Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus *Cardium*.« Diese Zeitschrift, Bd. LXXVI, 3, 1904, S. 506).

EHLERS (98) unterscheidet eine atoke und eine epitoke Form der *Eunice viridis*, und an der epitoken Form eine vordere atoke und eine hintere epitoke Strecke. Der atoken Form, die in den Spalten der Korallenriffe lebt, fehlen die Bauchorgane vollständig. Erst bei der Umwandlung der atoken Form in die geschlechtsreife epitoke werden die Bauchorgane gebildet. Diese bilden sich an den Segmenten der epitoken Strecke, mit Ausnahme der schwach entwickelten hintersten Schwanzsegmente. Dagegen fehlen die Bauchorgane der atoken Strecke fast völlig; doch gibt Ehlers (98) an, daß auch das letzte Segment der atoken Strecke ein Bauchorgan besitzt. Woodworth (03) hat kürzlich gefunden, daß sich die Bauchorgane sogar in den letzten 20 Segmenten der atoken Strecke noch nachweisen lassen.

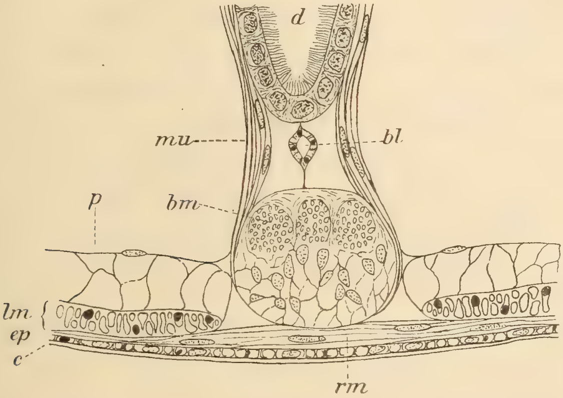
Meine Untersuchungen mußten sich auf die Bauchorgane der epitoken Strecke beschränken, obgleich es vielleicht nicht ohne Interesse gewesen wäre, auch diejenigen der atoken mit ihnen vergleichen zu können.

Bei äußerlicher Betrachtung der Bauchseite des *Palolo* erscheinen die Bauchorgane als dunkle runde Pigmentflecke, die in der Medianlinie der Bauchseite liegen. Oft geht die Gestalt der Flecke auch in eine ovale über, und zwar finden sich sowohl längsovale wie querovale. Bei stärkerer Vergrößerung erscheinen die Ränder der Pigmentflecke mehr oder minder unregelmäßig. Die Farbe der Flecke ist schwarz, dunkelbraun oder hellbraun, je nach der Tiefe der Flecke und der Dichtigkeit der Pigmentanhäufung. So findet sich meist eine hellere Randzone, in welcher das Pigment nur in dünner Schicht liegt. Auch an andern Stellen des Körpers schimmert mehr oder minder regelmäßig Pigment durch das Integument durch. Dies ist besonders deutlich bei Exemplaren, die ihre Geschlechtsprodukte entleert haben und daher fast durchsichtig sind. Das dann durchschimmernde Pigment hat seinen Sitz größtenteils im Peritoneum der Leibeshöhle, wie ich bei Besprechung des Pigments des Bauchorgans ausführlicher berichten werde.

Die Pigmentflecke der Bauchorgane lassen sich oft fast bis ans äußerste Hinterende des *Palolo* verfolgen. In andern Fällen hören sie schon in größerer Entfernung von demselben auf, indem die letzten 5—6 Segmente keine Organe besitzen. Im Zentrum des dunklen Pigments kann man bei Flächenansicht und starker Vergrößerung die cuticulare Linse des Bauchorgans als helle Scheibe erkennen; sie hat runde oder ovale Gestalt. Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich auf ihr, wie auch schon Ehlers (64) beschrieben hat, polygonale Felder erkennen. In der Mitte jedes Feldes soll nach Ehlers ein Kreischen sichtbar sein. Wie sich im Verlauf dieser Arbeit ergeben wird, ist dies ein Irrtum, zu dem man allerdings bei Betrachtung des Bauchorgans von außen leicht kommen kann.

Mehr läßt sich von dem Bau der Bauchorgane an ganzen Stücken nicht erkennen. Eine genaue histologische Untersuchung ist bisher nur von Hesse (99) veröffentlicht worden. Da die Resultate meiner Untersuchungen von denen Hesses in mancher Hinsicht abweichen, so werde ich zuerst eine genaue Beschreibung meiner Befunde geben und erst später auf die Differenzen mit denen Hesses eingehen.

Ein Querschnitt durch ein Segment des *Palolo* gibt uns folgendes Bild (Fig. 1). Der runde, oben gewölbte, unten etwas abgeflachte Körper wird durch den im Querschnitt ovalen Darm (*d*) in zwei Hälften geschieden. Der Darm ist an der Dorsalwand durch ein Mesenterium aufgehängt. Er ist von einer dünnen Muskelschicht umgeben, die sich an der ventralen Darmwand in zwei Stränge nach der ventralen Körperwand fortsetzt (Fig. 1 u. Textfig. 1 *mu*). Die Stränge ziehen rechts und links am Bauchmark (*bm*) hinab und erstrecken sich bis dicht an die Cuticula. Diese Verhältnisse sind besonders ausgeprägt auf Querschnitten, auf welchen ein Bauchorgan nicht getroffen wurde (siehe Textfig. 1). Die absteigenden Muskelzüge sind besonders stark in der Region der Dissepimente, also auf der Grenze der Segmente (Fig. 2 *mu*). Wo dagegen ein Bauchorgan durchschnitten ist, fehlen diese Stränge ganz oder sind nur schwach entwickelt. In dem Zwischenraum zwischen Darm, Bauchmark und den beiden Muskelsträngen liegt das ventrale Blutgefäß (Fig. 1 *bl*).



Textfig. 1.

Querschnitt durch das Bauchmark und die angrenzenden Teile in einem Segment des Hinterendes. *bl*, ventrales Blutgefäß; *bm*, Bauchmark; *c*, Cuticula; *d*, Darm; *ep*, Epidermis; *lm*, Längsmuskulatur; *mu*, Muskeln; *p*, Peritoneum der Leibeshöhle; *rm*, Ringmuskulatur. Vergr. 125.

An dem Körperquerschnitt sind vier Längsmuskelfelder zu unterscheiden (Fig. 1 *lm*), zwei dorsale und zwei ventrale. Während die dorsalen, die sich lateral bis zu den Parapodien erstrecken, in der dorsalen Medianlinie zusammenstoßen, sind die ventralen durch die Zwischenlagerung des Bauchmarkes voneinander getrennt (Fig. 1 u. Textfig. 1). In dieser Lücke zwischen den beiden ventralen Längsmuskelfeldern liegen die mit dem Bauchmark direkt zusammenhängenden Bauchorgane (Fig. 4). Die Ringmuskulatur (*rm*, Textfig. 1) ist im allgemeinen sehr schwach entwickelt. Durch die Bauchorgane wird sie in der ventralen Mittellinie unterbrochen (Fig. 3); dagegen ist die zwischen zwei aufeinanderfolgenden Bauchaugen in der obenerwähnten Lücke gelegene Partie der Ringmuskulatur besonders verdickt (Textfig. 1). Von dieser verdickten Region der Ringmuskulatur entspringen die zu den Parapodien schief aufsteigenden Muskeln.

Vom Bauchmark geht in jedem Segment jederseits ein Paar Nerven aus (Fig. 2). Das eine (n^1) entspringt dicht hinter dem Bauchorgan und läßt sich zwischen Cuticula und Ringmuskulatur bis zu den Parapodien verfolgen. Das andre Nervenpaar (n^2) entspringt in der Nähe des hinteren Dissepiments. Das Bauchmark zeigt auf der Grenze der Segmente mäßige Einschnürungen (Fig. 2) zwischen den in den Segmenten gelegenen Ganglienanschwellungen (Fig. 2*g*). Ventral und seitlich liegen in seiner äußeren Zone viele Ganglienzellen (Fig. 2*g*), deren Protoplasma sehr reduziert ist. Auf Querschnitten (Textfig. 1 und Fig. 4*bm*) läßt sich in seiner nicht gangliösen dorsalen Region eine deutliche Teilung in zwei seitliche und eine mittlere Partie erkennen; in seiner ventralen Mittellinie ist das Bauchmark schwach eingesenkt.

Wenden wir uns nun der Betrachtung der Bauchorgane selbst zu. Das Organ läßt sich im allgemeinen als eine halbkugelförmig gegen das Bauchmark vorspringende Verdickung der Epidermis betrachten. Diese halbkugelige Erhebung ist von einer zarten Membran überzogen, die eine Fortsetzung der Basalmembran der Epidermis darstellt (Fig. 4 *zm*); bemerkenswert ist jedoch, daß dieser Membran flache Kerne anliegen, wie sie an der Basalmembran der Epidermis nicht zu beobachten sind. Die erwähnte Membran vereinigt sich mit einer ähnlichen zarten Hülle des Bauchmarks (Fig. 3 und 4 *zm*) und von dieser Stelle aus, dicht unter dem Bauchmark, dringt die Membran horizontal in das Innere des Bauchorgans vor, so daß auf diese Weise das Bauchorgan in einen äußeren und einen inneren Abschnitt geteilt wird (Fig. 4 und 3). Der innere Abschnitt steht in so engem Zusammenhang mit dem Bauchmark, daß, wie sich aus der weiteren Schilderung ergeben wird, dieser innere Abschnitt, im Gegensatz zu dem äußeren, als ein dem Bauchmark angehöriger zu betrachten ist. In der Mitte der Zwischenmembran findet sich eine kreisförmige Lücke, durch welche die beiden Abschnitte des Bauchorgans in offener Verbindung stehen. Nach außen ist das Organ von der Cuticula überzogen, welche sich in der Mitte zu einer schwach konvexen Linse verdickt (Fig. 4*l*). Von dieser Linse erhebt sich senkrecht in der axialen Region des Organs ein Bündel langer fadenförmiger Zellen nach dem Innern des Bauchorgans (Fig. 4) und tritt durch die Öffnung der Zwischenmembran bis zu den Ganglienzellen des Bauchmarks. Dieses Zellbündel, der eigentliche nervöse Teil des Organs, besteht aus zweierlei Zellarten, die ich als Sinnes- und Zwischenzellen bezeichne und zu deren genauer Besprechung ich zunächst übergehe.

Die Verschiedenheit der beiden Zellarten zeigt sich rein äußerlich schon durch die differente Färbung, die die Zellen bei einigen Färbungsmethoden annehmen. Eine deutlich differente Färbung der Sinnes- und Zwischenzellen erhielt ich z. B. bei Anwendung von Hämatoxylin-Eosin. Die Zwischenzellen (*zz*) färbten sich rötlich, während die Farbe der Sinneszellen (*sz*) violett war. Auch die anfangs beschriebene Färbung mit einer Lösung von 0,01 $^0/_0$igem triphenylrosanilintrisulfosaurem Natrium in gesättigter wäßriger Pikrinsäure ergab eine differente Färbung; die Sinneszellen waren blau, die Zwischenzellen grün gefärbt.

Die Sinneszellen sind sehr langgestreckte, fadenförmige Gebilde und reichen von den ventralen Ganglienzellen des Bauchmarks bis an die Cuticula (Fig. 4 *sz*). Sie beginnen proximal mit einer verbreiterten Basis, die unmittelbar der Ventralseite des eigentlichen Bauchmarks anliegt. Dieses Basalstück enthält auch den Kern der Sinneszelle (Fig. 4 *nsz*, Fig. 5 *sz*), der sich von den Kernen der benachbarten Ganglienzellen durch weniger intensive Färbbarkeit auszeichnet. In das Bauchmark hinein lassen sich Verästelungen und Fortsätze dieser Basalstücke der Sinneszellen verfolgen (Fig. 5), doch ist es schwer die Beziehungen dieser Fortsätze zu den Ganglienzellen genau festzustellen, obwohl sich nicht daran zweifeln läßt, daß sie mit Ganglienzellen in Verbindung treten. Die Ganglienzellen sind, soweit es der mangelhafte Konservierungszustand des Bauchmarks sehen ließ, sehr arm an Protoplasma (Fig. 5 *g*). Ihre Kerne liegen in einem mehr oder weniger dichten Netzwerk von Protoplasma, von ihren eigentlichen Zellkörpern war nur wenig zu erkennen. Es ließen sich außer den Kernen, die den Sinneszellen angehören, deutlich zwei verschiedene Arten von Kernen im Bauchmark unterscheiden (Fig. 5). Die größeren von ihnen zeigten einen körnigen Inhalt; die kleineren waren homogen und dunkler gefärbt. Es ist bei der mangelhaften Erhaltung des Protoplasmas schwer zu entscheiden, ob die einen Kerne vielleicht bindegewebigen Zellen angehören. Die körnigen größeren Kerne fasse ich jedenfalls als Kerne der Ganglienzellen auf. Das Bauchmark enthält da, wo es mit den Sinneszellen in Verbindung steht, eine reichliche mittlere Anhäufung von Ganglienzellen (Fig. 5), in gleicher Weise wie letztere auch an den Ursprungsstellen der vom Bauchmark entspringenden Nerven (Fig. 5 *n*¹) stark angehäuft sind.

Die Sinneszellen erstrecken sich von ihrer Basis fadenförmig bis zur Linse, wobei sie distalwärts allmählich an Dicke zunehmen. Dicht unterhalb der Linse verbreitern sie sich aber sehr stark, so daß ihr Durchmesser etwa verdoppelt wird (Fig. 6 *ab*). Diese Ausbreitungen legen sich direkt der Cuticula an und stoßen, ohne einen Zwischenraum zu lassen, mit ihren Rändern aneinander, die ganze Innenfläche der Linse bedeckend. Die Ausbreitungen lassen sich auf Längsschnitten durch die Zellen leicht erkennen, doch sind sie auch auf Querschnitten sichtbar (Fig. 9 *ab*). Wegen ihrer geringeren Tiefe erscheinen sie dort heller gefärbt, als die davon aufsteigenden fadenartigen Fortsetzungen der Sinneszellen (Fig. 9 *sz*).

Auf Längsschnitten durch die Sinneszellen wird bei Färbung mit Eisenhämatoxylin oder Hämatoxylin und chromsaurem Kali in den Sinneszellen ein axialer dunkel gefärbter feiner Faden sichtbar, der wohl als nervöse Fibrille aufzufassen ist (Fig. 6 und 7 *f*). Ebenso kann man sich auf Querschnitten von dem Vorhandensein dieser Fibrille überzeugen (Fig. 13, 14 und 16 *f*); auf letzteren kann man die Fibrille etwa bis zur Mitte der Sinneszelle, also bis in die Region der Zwischenzellkerne (Fig. 4 *nzz*) verfolgen. Auf Querschnitten erscheint die Fibrille als dunkler Punkt in dem heller gefärbten Plasma der Zelle. Sehr bemerkenswert ist das Verhalten der Fibrille am distalen Ende der Sinneszellen, wo letztere sich unter der cuticularen Linse zu einer zusammenhängenden Lage ausbreiten (Fig. 7). Dort läuft die Fibrille in ein verdicktes dunkel gefärbtes Endstück aus, das mit seiner distalen Hälfte in die innere Schicht der Cuticula (*cu*³) eindringt. Um dieses verdickte Endstück der Fibrille findet sich eine etwa spindelförmige, ziemlich kräftig färbbare Masse, ähnlich wie es Hesse bei den Fibrillen der Sehzellen der Alciopiden beschrieben hat (Fig 7 *eo*). Dieses Gebilde besitzt auf den mit Hämatoxylin und chromsaurem Kali gefärbten Schnitten eine dunklere Färbung, als das Plasma der Sinneszellen und die es umgebende Schicht der Cuticula, ist aber nicht so stark gefärbt wie die Fibrille. Das Endorgan beginnt am proximalen Ende der Fibrillenverdickung, wo es spitz ausgezogen ist; dann verbreitert es sich schnell und erreicht seinen größten Umfang kurz nach dem Eindringen in die Cuticula. Distal endet es mit einer Spitze an der Grenze der inneren und mittleren Schicht der Cuticula. Es war mir nicht möglich festzustellen, ob das Endstück der Fibrille distal aus dem Endorgan ein wenig heraustritt, obgleich es zuweilen so schien. Den eben geschilderten Endapparat der Sinneszellen konnte ich nur auf einer Serie von Schnitten mit großer Deutlichkeit in der beschriebenen Beschaffenheit erkennen. Obgleich auch auf den übrigen Serien Anzeichen desselben häufig gefunden wurden, waren sie doch stets sehr wenig deutlich. Auf Querschnitten habe ich das Endorgan mit Sicherheit nicht wiederfinden können, was bei der geringen Größe ja auch sehr schwer sein muß. Das verdickte Ende der Fibrille ist dagegen auf solchen leicht zu erkennen, da es wegen seiner dunkleren Färbung sich stark abhebt (Fig. 9 und 10 *f*).

Das Protoplasma der Sinneszellen zeigt besonders auf Querschnitten durch die Zellausbreitungen unter der Linse deutlich alveoläre oder wabige Struktur (Fig. 9 *ab*). Letztere läßt sich indessen auch auf Längsschnitten gut erkennen (Fig. 6). Auf Querschnitten durch die distale Hälfte der Sinneszellen bemerkt man eine feine radiäre Streifung (Fig. 11, 13, 14), die wohl auf eine radiär zur Oberfläche der Zelle gerichtete Anordnung der Waben zurückzuführen ist. Auf Flächenschnitten durch die Ausbreitungen der Sinneszellen, wie ein solcher auf Fig. 9 dargestellt ist, sieht man, wenn das Mikroskop auf die direkt unter der Linse liegende Schicht eingestellt wird, ein zusammenhängendes alveoläres Plasma (*ab*), eben das Plasma der Ausbreitungen der Sinneszellen. In mehr oder weniger regelmäßiger Verteilung kann man rundliche dunklere Gebilde, in deren Zentrum ein dunkler Punkt liegt, sehen (*sz*). Die große Übereinstimmung dieser Gebilde mit den Querschnitten durch die tiefere Region der Sinneszellen (vgl. Fig. 11, 13, 14) läßt keine andre Deutung zu, als die, daß sie die äußersten Partien der fadenförmigen Sinneszellen direkt unter ihrer Ausbreitung seien. Diese Ansicht wird fernerhin bestätigt durch das Bild, welches der gleiche Schnitt bei tieferer Einstellung zeigt, und das die Fig. 10 wiedergibt. Hier sind die Zwischenzellen (*zz*) und die Sinneszellen (*sz*) schon deutlich zu unterscheiden, und es unterliegt keinem Zweifel, daß die Sinneszellen der Fig. 10 die Fortsätze der dunklen Gebilde (*sz*) der Fig. 9 sind. Auf Fig. 10 ist ferner deutlich zu sehen, daß die Sinneszellen (*sz*) durch feine dunkler gefärbte Verbindungen, die zwischen den Zwischenzellen (*zz*) verlaufen, zusammenhängen.

Auch auf Fig. 9, also bei höherer Einstellung, sind diese Verbindungen noch wahrzunehmen.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der Zwischenzellen. Auch diese sind, wie die Längsschnitte durch den axialen Teil des Bauchorgans zeigen, langgestreckte, fadenförmige Zellen (Fig. 4, 6 u. 7 *zz*). Ihre Zahl entspricht ungefähr derjenigen der Sinneszellen, zwischen denen sie gleichmäßig verteilt sind. In ihrem gesamten Verlauf treten die Zwischenzellen jedoch in keine direkte Flächenberührung mit den Sinneszellen, sondern bleiben, wie dies auf Quer- und Längsschnitten klar hervortritt (Fig. 11—15, 6—7), durch einen Zwischenraum von ihnen getrennt.

Die Kerne der Zwischenzellen liegen alle in der gleichen Region und zwar etwa in der mittleren Entfernung zwischen Cuticula und Zwischenmembran (Fig. 4 und 6 *nzz*). Sie sind langoval und scheinen auf Längsschnitten die ganze Zelle zu erfüllen (Fig. 6). Sie zeigen eine körnige Beschaffenheit.

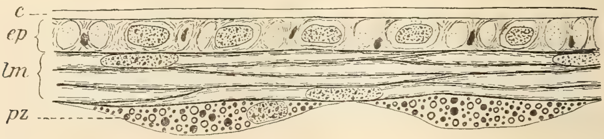
Während die Zwischenzellen in ihrem peripheren, distal gelegenen Abschnitte verhältnismäßig dick sind, so daß sie auf Querschnitten durch diese Region bedeutend umfangreicher erscheinen als die Sinneszellen, werden sie in ihrem proximalen Abschnitt, der auf die Kerne folgt, zu sehr feinen Fäden. Fig. 16 *a* zeigt einen Querschnitt durch das Zellbündel dicht hinter der Kernregion der Zwischenzellen; von zwei Zwischenzellen sind noch die letzten Enden der Kerne getroffen, an deren einem der fadenförmige Ausläufer wahrzunehmen ist. Daß derartige Bilder schief getroffener Sinnes- und Zwischenzellen auf Querschnitten dieser Region häufig auftreten, beruht darauf, daß proximal von der Region der Zwischenzellkerne die Zellen des axialen Bündels sich häufig mehr oder weniger fächerartig ausbreiten, bedeutend mehr, als dies auf Fig. 4 angedeutet ist. Inwiefern daran die Konservierung schuld ist, läßt sich schwer genau feststellen. Wie weit sich die fadenförmigen Ausläufer der Zwischenzellen noch erstrecken, ist sehr schwer nachzuweisen. — Die Zwischenzellen sind in ihrem ganzen Verlauf durch sehr dünne quere Plasmafädchen oder Lamellen mit den Sinneszellen verbunden. Auch die peripheren Enden der Zwischenzellen hängen mit den Ausbreitungen der Sinneszellen unter der Cuticula in gleicher Weise durch solche Plasmafädchen zusammen (Fig. 6). Von diesen Zellverbindungen geben uns vor allem die Querschnitte ein deutliches Bild. Stets sind diese Verbindungsfädchen der Sinneszellen und Zwischenzellen sehr dünn und fast immer unverästelt, im Gegensatz zu den später zu besprechenden Verbindungen der Zwischenzellen untereinander.

Auf Längsschnitten alternieren die Sinneszellen und Zwischenzellen ziemlich regelmäßig miteinander (Fig. 4, 6, 7); dennoch sieht man nicht selten zwei Schnitte von Zwischenzellen nebeneinander, ohne Einschaltung einer Sinneszelle. Querschnitte durch das axiale Zellbündel zeigen uns aber erst das wahre Verhalten der beiden Zellarten zueinander.

Im Gegensatz zu den Sinneszellen, die im Querschnitt stets annähernd kreisrund erscheinen, besitzen die Zwischenzellen ein ganz andres Aussehen (Fig. 12). Dasselbe ist außerordentlich mannigfaltig und auch je nach der Region, durch welche die Querschnitte geführt wurden, wechselnd. In Fig. 10 ist das äußerste distale Ende der Zwischenzellen dargestellt worden. Ihre Querschnitte zeigen eine unregelmäßig polygonale Gestalt mit häufigen Einbuchtungen. Diese Einbuchtungen finden sich an den Zwischenzellen meist dort, wo eine Sinneszelle angrenzt und können mehr oder weniger tief sein. Auf einem etwas tiefer unter der Linse geführten Querschnitt ist ihr Aussehen ein andres. Fig. 12 zeigt uns die große Verschiedenheit ihrer Querschnitte. Einige sind dreieckig, andre **T**- oder **V**-förmig. Viele sind auch halbkreis- bis nahezu kreisförmig gebogen und umfassen mit ihren freien Rändern die Sinneszellen. Auf Fig. 12 und auf Fig. 11 unten sehen wir auch, daß die äußerste Zone des Querschnitts des Zellbündels aus Zwischenzellen gebildet wird, die mehr oder weniger in der Richtung der Peripherie verlängert sind, wobei sie sich zuweilen mit ihren Rändern berühren. Auf diese Weise bilden diese peripheren Zwischenzellen eine Art Hülle des gesamten Bündels. Diese Hülle läßt sich jedoch nur bis zu geringer Tiefe unter die Cuticula deutlich verfolgen. Die peripheren Zwischenzellen zeigen auch am meisten die erwähnte Neigung sich um die Sinneszellen im Halbkreis herumzulegen. In dieser Region, dicht unter der Cuticula, findet man auch, daß die dem Rande des Zellbündels angehörenden Sinneszellen meist einen größeren Durchmesser haben als die mehr in der Mitte verlaufenden (Fig. 11 unten). Wie schon oben erwähnt, sind die Zwischenzellen nicht nur mit den Sinneszellen, sondern auch untereinander durch plasmatische Fortsätze verbunden. Dicht unter der Cuticula sind diese Verbindungsfädchen zwischen den Zwischenzellen meist nur vereinzelt, wie auf Fig. 11 dargestellt. Weiter proximalwärts, also näher der Kernregion, werden sie häufiger (Fig. 12) und können in einzelnen Fällen eine Art Netzwerk zwischen den Zellen bilden (Fig. 14). Auf Fig. 12 sieht man auch, daß die Verbindungsfädchen verästelt sein können. In einigen Fällen findet man auch dickere Verbindungen der Zwischenzellen, wie sie auf Fig. 13 zu sehen sind.

Das Plasma der Zwischenzellen hat eine mehr oder weniger deutlich alveoläre Struktur (Fig. 13). Auf den Querschnitten sind nicht selten einige Zwischenzellen viel dunkler gefärbt als die Mehrzahl. Worauf dies zurückzuführen ist, habe ich nicht ermitteln können, da diese Zellen im übrigen keine Verschiedenheiten von den andern Zwischenzellen aufwiesen.

Das axiale Zellbündel des Bauchorgans ist sowohl in dem zwischen Cuticula und Zwischenmembran liegenden Abschnitt, als auch in dem im Bauchmark gelegenen von einer dicken Masse von Pigmentgewebe umhüllt (Fig. 4). Die Pigmentkörner sind hellbraun bis fast schwarz. In einigen Fällen sind sie homogen, in andern hat es den Anschein, als ob sie ihrerseits wieder aus vielen kleinen Körnchen zusammengesetzt seien. Auch in der Größe weisen sie beträchtliche Unterschiede auf. Außer im Bauchorgan finden sich entsprechende Pigmentkörner, wie schon oben bemerkt, auch an andern Stellen des Körpers, vor allem in der Epidermis. Besonders auf Schnitten durch das Hinterende des Wurmes kann man sich davon überzeugen. Außerdem findet sich Pigment im ectodermalen Abschnitt des Enddarmes, in der Epidermis der Aftercirren und im Peritoneum (siehe Textfig. 2*pz*) der Leibeshöhle. An allen diesen Orten, mit Ausnahme des Pigmentgewebes des Bauchorgans, sehen wir deutlich, daß das Pigment in großen Zellen liegt. Zwar sind in dem Pigmentgewebe des außerhalb der Zwischenmembran liegenden ansehnlichen Teils der Pigmenthülle viele längliche Kerne eingestreut, von deren beiden Polen ein feiner Plasmafaden nach außen und innen entspringt (Fig. 4). Diese Kerne gehören sehr langen fadenförmigen Zellen an, welche das Pigmentgewebe in nahezu senkrechter Richtung durchsetzen. Die peripheren Abschnitte dieser Fadenzellen ziehen bis zur Cuticula und heften sich unter dreieckiger Verbreiterung an diese



Textfig. 2.

Längsschnitt durch die Körperwand eines Segmentes des Hinterendes. *c*, Cuticula; *ep*, Epidermis; *lm*, Längsmuskulatur; *pz*, pigmentführende Zellen des Peritoneums. Vergr. 250.

an. Auf Schnitten sind diese fadenförmigen Zellen natürlich meist nur in geringer Ausdehnung getroffen.

Diese fadenartigen Zellen sind unzweifelhaft lang ausgezogene Epidermiszellen. In der das Bauchorgan umgebenden Epidermis lassen sich zwei Arten von Zellen unterscheiden (Fig. 8). Erstens Zellen von blasigem Aussehen mit wenig Protoplasma, welche in der nächsten Umgebung des Organs Pigment enthalten; zweitens dünne fadenartige Zellen, welche zwischen den ersteren eingeschaltet sind. Die beiden Zellarten unterscheiden sich auch durch ihre Kerne. Die Kerne der fadenartigen Zellen sind schmal und homogen gefärbt, diejenigen der blasigen Zellen sind größer und körnig.

Wenn man die eben beschriebene Epidermis vom Rande des Organs (Fig. 4 u. 8) in das Innere verfolgt, so sieht man zunächst, daß das Pigmentgewebe eine direkte Fortsetzung der Epidermis ist. Die schmalen, fadenartigen Epidermiszellen nehmen mit der Verdickung der Epidermis zum Pigmentgewebe successive an Höhe zu und bilden die oben beschriebenen fadenförmigen Zellen der Pigmenthülle, welche nach innen bis zur Zwischenmembran zu verfolgen sind. Zwischen diesen Zellen scheint das Pigment frei zu liegen, man vermag wenigstens keine besonderen Kerne mit Sicherheit nachzuweisen, welche etwa auf die der blasigen, pigmentführenden Epidermiszellen der Umgebung des Bauchorgans zurückzuführen wären. Wenn ich nun auch solche blasigen Zellen in der Pigmenthülle nicht mehr zu erkennen vermochte, so glaube ich doch annehmen zu müssen, daß sie vorhanden sind oder doch ursprünglich vorhanden waren. Daß die Pigmentkörnchen frei zwischen den fadenförmigen Epidermiszellen liegen, wie Hesse angibt, ist kaum annehmbar, da sie dann auf Schnitten größtenteils herausfallen müßten. Es muß etwas wahrscheinlich gering entwickeltes Plasma vorhanden sein, welches die Körnchen enthält und fixiert. Häufig findet man auch Pigmentkörnchen gruppenweise zusammengehäuft, wie auf Fig. 4 und 5 angedeutet ist. Ich schreibe dies Verhalten der Zugehörigkeit zu derselben ursprünglichen Pigmentzelle zu. Auch in dem proximalen, zwischen Bauchmark und Zwischenmembran gelegenen Abschnitt des Organs finden sich im Pigmentgewebe die obenerwähnten Kerne. Dieses läßt sich nur erklären durch Einwanderung der Pigmentzellen in den ventralen Teil des Bauchmarks. — Wie auf Fig. 3 zu sehen ist, kann sich das Pigmentgewebe noch eine kurze Strecke weit zwischen dem eigentlichen Bauchmark und seiner zarten Hülle fortsetzen. Auch hier konnten jedoch die Verhältnisse wegen der mangelhaften Konservierung des Bauchmarks nicht genauer festgestellt werden.

Es bleibt mir nur noch übrig, die Cuticula und speziell die Linse des Bauchorgans näher zu beschreiben. Die Cuticula erscheint bei vielen Färbungen, wie z. B. bei Anwendung von Dahlia, homogen. In andern Fällen jedoch, besonders bei Färbung mit Hämatoxylin und chromsaurem Kali, zeigt sie deutlich drei Lagen (Fig. 7). Die äußere Lage (cu^1) ist am stärksten färbbar, die mittlere (cu^2) am wenigsten und die innere (cu^3) wieder etwas mehr. Über dem axialen Zellbündel des Bauchorgans verdickt sich die Cuticula beträchtlich und bildet die Linse. Wie schon oben erwähnt und auch von HESSE dargestellt wurde, ist sie besonders am Rande gewölbt und in der Mitte flach. An der Verdickung sind nur die innere und mittlere Schicht der Cuticula beteiligt, besonders die mittlere. Die mittlere Cuticularlage der Linse ist parallel zur Oberfläche fein geschichtet. Senkrechte Streifung beobachtete ich zwar auch, doch glaube ich sie als Kunstprodukt auffassen zu müssen, hervorgerufen durch die Schnittführung des Messers, wie es bei gleichartigen Objekten durchaus nicht selten vorkommt.

Die Entwicklung der Bauchorgane an den Hinterenden der epitoken Strecken genauer festzustellen, ist mir leider wegen des ungenügenden Materials nicht möglich gewesen. Sehr oft war das letzte Organ des Hinterendes schon vollständig ausgebildet und enthielt nur weniger Pigment. In einigen Fällen fanden sich allerdings Entwicklungszustände der Organe (Fig. 17 und 18). Dann war aber eine Differenzierung in Sinneszellen und Zwischenzellen noch nicht zu erkennen.

Überhaupt finden sich am Hinterende, auch in betreff der andern Organe des *Palolo* sehr primitive Entwicklungszustände. Die Ringmuskulatur, die auch im allgemeinen an der epitoken Strecke sehr schwach entwickelt ist, ist am Hinterende fast gar nicht zu finden. Auch die Längsmuskulatur ist noch wenig ausgebildet. Die Dissepimente sind eng zusammengerückt und besonders in der Nähe des Afters ihrer Zahl nach nicht genau festzustellen (Fig. 17). Das Epithel ist vom Bauchmark noch nicht scharf getrennt (Fig. 17); die Zellen des Epithels reichen vielmehr überall an das Bauchmark heran und stehen mit ihm in Verbindung. Sie sind alle langgestreckt und dünn, doch kann man bereits an der Form erkennen, daß es sich um zwei verschiedene Zellarten handelt. Auch der ectodermale Teil des Enddarmes zeigt die gleichen Verhältnisse wie das Epithel.

Die vorher geschilderten Ergebnisse meiner eignen Untersuchungen der Bauchorgane des *Palolo* weichen in nicht unwesentlichen Punkten von der Darstellung Hesses ab. Hesse beschreibt das axiale Zellbündel des Bauchorgans als aus gleichen Zellen gebildet, die sich vom Bauchmark bis an die Cuticula erstrecken. Er faßt diese Zellen sämtlich als Sinneszellen auf, »die dicht nebeneinander stehen, ohne daß sich Zellen andrer Natur zwischen sie einschöben«. »Ihre Kerne . . . . liegen an der Grenze des mittleren und distalen Drittels der Zellen.« »Am distalen Teil des Zellbündels fällt auf Querschnitten in der Mitte jedes Zelldurchschnittes ein dunkel gefärbter Punkt auf von nicht unbeträchtlichem Durchmesser; er erscheint meist von einem schmalen hellen Hof umgeben. Auf Schnitten, die dicht unter der Cuticula geführt werden, hat dieser Punkt bedeutend größeren Umfang, gegen die Gegend des Kernes hin verkleinert er sich viel langsamer.« »Längsschnitte durch die Zellen lassen uns erkennen, daß diese dunkeln Punkte Querschnitte einer dicken Faser sind, die das distale Ende der Zelle der Länge nach durchläuft; unter der Cuticula nimmt der Durchmesser der Faser stark zu.« »Wir greifen wohl nicht fehl, wenn wir die axiale Faser in den Sinneszellen als nervöse Primitivfibrille deuten, wie sie Apáthy so vielfach in Sinnes- und Ganglienzellen nachgewiesen hat.«

Wenn man mit dieser Beschreibung und den beigefügten Abbildungen die von mir gegebenen Bilder vergleicht, so ergibt sich zweifellos, daß Hesse die von mir als Sinneszellen erkannten Zellen als Primitivfibrillen auffaßte, die Zwischenzellen dagegen als Nervenzellen, in denen die ersteren verlaufen. Die Verbreiterung der sog. Primitivfibrille unter der Cuticula, welche Hesse beschreibt, entspricht der Ausbreitung der Sinneszellen (Fig. 6*ab*), der helle Hof, der bei Querschnitten die Fibrille umgeben soll, ist der Zwischenraum zwischen den Sinneszellen und den angrenzenden Zwischenzellen. Hesse selbst hat übrigens in seiner Fig. 18*a* einen Querschnitt abgebildet, der seiner Beschreibung teilweise widerspricht. Auf diesem Querschnitt sind zwei der sog. Neurofibrillen nicht von den »Sinneszellen« umschlossen dargestellt, sondern in der von mir oben beschriebenen Weise nur hufeisenförmig umfaßt, was nicht der Fall sein könnte, wenn es sich um in der Mitte der Zellen verlaufende Neurofibrillen handelte.

Die Kerne, die Hesse für die Sinneszellen beschreibt, sind die Kerne der Zwischenzellen. Auch die Verhältnisse zwischen der Kernregion der Zwischenzellen und dem Bauchmark, wie sie Hesse schildert, lassen sich mit meinen Resultaten in Einklang bringen, erfahren aber eine andre Deutung. Er beschreibt sie folgendermaßen: »Die axiale Faser (Neurofibrille) läßt sich auch proximal von den Kernen in den Zellen verfolgen, aber nur auf Querschnitten; sie ist hier so dünn, daß sie nur als feiner Punkt erscheint, zu dessen Nachweis man starke Vergrößerungen braucht.« Wie ich oben gezeigt habe, bestehen die Zwischenzellen über den Kernen nur noch aus einem dünnen Fortsatz und sind auf Querschnitten nur in seltenen Fällen als Punkte erkennbar. Die von HESSE abgebildeten Zellquerschnitte mit einem zentralen dunkeln Punkt müssen also Querschnitte der von mir beschriebenen Sinneszellen sein. Hier ist die axiale Faser (vgl. Fig. 16*a*), von der HESSE spricht, wirklich identisch mit der von mir gefundenen Fibrille, welche die Sinneszellen durchzieht. Allerdings ist es mir unerklärlich, was hier mit dem hellen Hof gemeint sein kann, den HESSE in Fig. 18*c* um die Fibrille gezeichnet hat.

Auch die basalen Teile der Sinneszellen hat HESSE bereits gesehen, aber für Ganglienzellen erklärt. Er schreibt: »An der ventralen Seite der Bauchganglienkette liegen an dieser Stelle (an der die Nervenfortsätze der Sehzellen ins Bauchmark eintreten) eine Anzahl von Ganglienzellen, die sich durch ihre Lage, ihre Gestalt und ihr Verhalten gegen Farbstoffe vor den übrigen Zellen des Ganglions auszeichnen; doch sind sie in meinen Präparaten nicht so gut konserviert, daß ich sie genau schildern könnte. Sie stehen wohl zu den Sehzellen in gewisser Beziehung und bilden vielleicht eine Art Sehganglion, ein Sehzentrum.«

Es ist mir somit möglich gewesen, alle wesentlichen Punkte der HESSEschen Resultate mit meinen Ergebnissen in Einklang zu bringen. Alle Differenzen beruhen darauf, daß HESSE die Verschiedenheit der beiden Zellarten nicht erkannt hat.

Die Bauchorgane des *Palolo* zeigen zu viele Verschiedenheiten von allen bekannten Augenformen, als daß es möglich ist, sie mit ihnen zu vergleichen. Ob es sich überhaupt um lichtempfindliche Organe handelt, ist schwer zu sagen. SPENGEL (81), der auch zuerst die ventrale Lage der Organe erkannte, war der erste, der sie für Augen erklärte. EHLERS (98) und FRIEDLÄNDER (99), welche Schnittpräparate von den Organen studierten, sprachen ihre Zweifel darüber aus; HESSE (99) dagegen erklärt sie als zweifellose Augen.

Für die Lichtempfindlichkeit der Bauchorgane läßt sich nur das Vorhandensein von Sinneszellen, Pigment und der Linse anführen.

Wie oben geschildert, befindet sich indessen das gleiche Pigment auch noch an vielen andern Stellen des *Palolo*-Körpers. Auch ist die Verdickung der Cuticula über dem Organ nur wenig geeignet, als Linse zu dienen, da sie nicht eine Linse im optischen Sinne, sondern nur eine an beiden Flächen ebene Verdickung der Cuticula darstellt, die mit gewölbten Rändern in die übrige Cuticula übergeht. Auch HESSE (99) selbst gibt zu, daß es sich nicht um eine eigentliche Linse handelt.

Pigmentanhäufungen und linsenartige Bildungen finden sich sonst auch oft bei Leuchtorganen. Aber als solche lassen sich die Bauchorgane des *Palolo* wohl nicht deuten, da FRIEDLÄNDER (99) ausdrücklich betont, daß er niemals ein Leuchten an den lebenden Exemplaren beobachtet hat. FRIEDLÄNDER (99) spricht daher die Vermutung aus, die Bauchorgane könnten in Beziehung zu dem merkwürdigen periodischen Auftreten des *Palolo* stehen. Bei andern Polychäten, die ein gleiches Auftreten wie der *Palolo* zeigen, ist indessen ein ähnliches Organ nie gefunden worden.

Zum Schluß erfülle ich gern die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer Herrn Geh. Hofrat Prof. O. BÜTSCHLI für die freundliche Hilfe und den ständigen Rat meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. A. SCHUBERG bin ich durch viele wertvolle Ratschläge zu großem Dank verpflichtet.

Heidelberg, im Mai 1904.

Literaturverzeichnis.

64. E. EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—68.

81. J. W. SPENGEL, Oligognathus Bonelliae, eine schmarotzende Eunicide. In: Mitth. der Zool. Station zu Neapel. Bd. III. 1881.

98. E. EHLERS, Über Palolo (Eunice viridis). Nachrichten der K. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Mathematisch-physikalische Klasse. Heft 4.

99. B. FRIEDLÄNDER, Nochmals der Palolo und die Frage nach unbekannten kosmischen Einflüssen auf physiologische Vorgänge. Biolog. Centralbl. Bd. XIX. 1899.

99. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. V. Die Augen der polychäten Anneliden. Diese Zeitschrift. Bd. LXV. S. 459.

03. WOODWORTH, Preliminary Report on the Palolo Worm of Samoa, Eunice viridis (Gray). The Americ. Naturalist. XXXVI. Bd. S. 875—881.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden mit Benutzung eines Zeissschen Mikroskops mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe gezeichnet.

Allgemeine Bezeichnungen:

a, After;
ab, distale Ausbreitung der Sehzellen;
b, Borste;
bl, ventrales Blutgefäß;
bm, Bauchmark;
bo, Bauchorgan;
cu, Cuticula;
*cu*¹, äußere Schicht der Cuticula;
*cu*², mittlere Schicht der Cuticula;
*cu*³, innere Schicht der Cuticula;
d, Darm;
dsp, Dissepiment;
eo, Endorgan der Sinneszellen;
ep, Epidermis;
f, nervöse Fibrillen;
g, Ganglion;
l, Linse;
lm, Längsmuskulatur;
mu, Muskeln;
n, Nephridium;
*ne*¹, Nerv, der seitlich hinter dem Bauchorgan vom Bauchmark entspringt;
*ne*², Nerv, im hinteren Drittel des Segmentes vom Bauchmark entspringend;
nsz, Kern der Sinneszelle;
nzz, Kern der Zwischenzelle;
ph, Pigmenthülle;
rm, Ringmuskulatur;
sz, Sinneszelle;
zm, Zwischenmembran;
zz, Zwischenzelle.

Tafel VII und VIII.

Fig. 1. Querschnitt durch die mittlere Region des *Palolo* in der Höhe des Bauchorgans. Vergr. 40.

Fig. 2. Flächenschnitt durch ein Segment, wie Fig. 1. Er geht durch die ventrale Seite des Bauchmarks und durchschneidet die proximale Partie der Pigmenthülle des Bauchorgans. Vergr. 40.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein Bauchorgan und das darüberliegende Bauchmark. Er zeigt das Eindringen der Zwischenmembran (*zm*) in das Pigmentgewebe und die Verbindung des Bauchmarks mit dem Organ. Vergr. 100.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Bauchorgan und die angrenzenden Teile (etwas schematisiert). Die basalen Teile der Sinneszellen haben sich wahrscheinlich infolge der Konservierung etwas vom Bauchmark abgehoben. Vergr. 220.

Fig. 5. Etwas schiefer Flächenschnitt durch den proximalen Teil des Bauchorgans, wo sich dasselbe mit dem Bauchmark verbindet. Die Schnittführung ist etwas schräg, so daß an der oberen Region des Schnittes bereits die basalen Teile der Sinneszellen (*sz*) und das Bauchmark (*bm*) getroffen sind, während an der unteren nur das Pigmentgewebe durchschnitten ist. Vergr. 330.

Fig. 6. Teil eines Längsschnittes durch die distale Region des Zellbündels. Die Zwischenzellen (*zz*) werden oberhalb der Kerne fadenförmig. An den Sinneszellen (*sz*) erkennt man die cuticulare Ausbreitung (*ab*) und die nervöse Fibrille (*f*). Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 750.

Fig. 7. Desgl. Die an ihrem Ende verdickten Fibrillen sieht man in die Cuticula eindringen. Um das verdickte Endstück erkennt man das Endorgan (*eo*). Färbung: Hämatoxylin und chromsaures Kali. Vergr. 1000.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Epidermis am Rande eines Bauchorgans. Er zeigt die beiden verschiedenen Zellarten der Epidermis, die schmalen Zellen und die pigmentführenden blasigen. Vergr. 440.

Fig. 9. Querschnitt durch den distalen Abschnitt des Zellbündels, dicht unterhalb der Linse. Der Schnitt geht durch die Ausbreitung der Sinneszellen. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 10. Derselbe Schnitt bei tiefer Einstellung des Mikroskops. Die letzten distalen Enden der Zwischenzellen (*zz*) sind sichtbar.

Fig. 11. Querschnitt durch eine Randpartie des Zellbündels. Die Schnittführung ist etwas tiefer als bei Fig. 9. Man sieht die seitliche Ausbreitung der Zwischenzellen (*zz*) am Rande des Schnittes (in der Figur unten) und die bedeutendere Größe der ihnen benachbarten Sinneszellen (*sz*). Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 12. Querschnitt durch das ganze Zellbündel eines Auges. Schnittführung wenig tiefer als bei Fig. 11. Färbung: Hämatoxylin und chromsaures Kali. Vergr. etwa 1200.

Fig. 13. Querschnitt durch eine etwas tiefer als bei Fig. 12 gelegene Partie des Zellbündels. Die Verbindungen der Zwischenzellen sind verhältnismäßig dick und unverästelt. In den Sinneszellen ist die nervöse Fibrille (*b*), im Querschnitt als Punkt erscheinend, sichtbar. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 14. Desgl. Die Verbindungsfädchen der Zwischenzellen bilden eine Art Netzwerk. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 15. Desgl. In der Kernregion der Zwischenzellen (*zz*). Färbung: Hämatoxylin und chromsaures Kali. Vergr. 1500.

Fig. 16*a*. Querschnitt durch das proximale Ende der Kernregion der Zwischenzellen (*zz*). Zwei Kerne sind getroffen, von denen der eine den fadenförmigen Ausläufer der Zwischenzelle erkennen läßt. Die Sinneszellen (*sz*), die teilweise schräg getroffen sind, zeigen in ihrer Achse die nervösen Fibrillen. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 16*b*. Zwei schräg getroffene Sinneszellen desselben Schnittes wie Fig. 16*a* und zwischen ihnen der fadenförmige Ausläufer einer Zwischenzelle. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 17. Längsschnitt durch das Hinterende eines *Palolo* mit den letzten Anlagen von Bauchorganen. Die Epidermis der letzten Segmente besteht aus langen schmalen Zellen, die bis ans Bauchmark ziehen. Vergr. 80.

Fig. 18. Längsschnitt durch die primitive Anlage eines Bauchorgans. Die Sinneszellen und Zwischenzellen sind noch nicht als solche zu erkennen. Vergr. 330.

Di una nuova guaina (Guaina sussidiaria) nel tratto terminale delle fibre nervose di senso nell' uomo.

Del

Dott. Angelo Ruffini,
Incaricato di Embriologia, Settore-capo di Anatomia.

Istituto Anatomico della R. Università di Siena (Prof. S. Bianchi).

Con tavola IX e X.

> Se gli scrittori di cose naturali sapessero essere brevi, farebbero oggi opera saggia e meritevole di riconoscenza. Le descrizioni prolisse oltrechè togliere efficacia e chiarezza alle cose descritte, pericolano o di non esser lette o di ingenerare nell' animo del lettore quella nausea che sogliono sempre produrre le inutili e puerili narrazioni di ammennicoli secondari. L'ambizione di uno scrittore non dovrebbe essere quella di vedere l'opera propria ricca di molte pagine, ma doviziosa di chiarezza, di brevità e di sincerità.
>
> U. L.

Fin dal 1893 io osservai con sicurezza l'esistenza di una guaina, non descritta fino allora, posta tra la guaina di Schwann e quella di Henle, nelle fibre di senso dell' uomo.

Nel 1896, con una breve Nota[1], feci conoscere alcune notizie, poco complete ed estese, che fino a quel tempo avevo potuto raccogliere intorno a questa interessante particolarità.

Fu solo nel 1903[2] che, riprendendo a studiare l'argomento, mi fu possibile di riferire più estesamente sull' argomento, per aver raccolto una quantità di fatti che miravano a svelare completamente la provenienza, la natura ed il modo di comportarsi di questa guaina su tutta l'estensione ed alla periferia del tratto terminale di una fibra nervosa di senso.

---

[1] Ruffini, Di una nuova guaina nel tratto terminale delle fibre nervose periferiche. Anat. Anzeiger. XII. Bd., Nr. 19 u. 20, S. 467—470. 1896.

[2] Ruffini, Di una nuova guaina (*Guaina sussidiaria*) nel tratto terminale delle fibre nervose di senso nell' uomo. Atti d. R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Ser. IV, Vol. XV, No. 1—2, p. 121—124. 1903.

Metodo di studio.

A. La guaina sussidiaria può esser messa in evidenza col metodo al Cloruro d'Oro da me proposto[1]. Con questo metodo io la vidi dapprima. Non è consigliabile però di ricorrere ad esso per studiare, con sicurezza di riuscita, la particolarità in discorso, perchè la sostanza di che si compone assume generalmente una tale trasparenza da lasciarla facilmente sfuggire all' occhio del più accurato osservatore. Qualora però sui preparati già dilacerati si pratichi una colorazione supplementare con Carminio acido, allora anche col detto metodo si può metterla chiaramente in luce. E fu appunto nell' usare la colorazione supplementare che io nel 1893 potei convincermi della presenza di questa guaina.

B. Di gran lunga più sicuro è l'altro metodo che qui espongo.

1. Piccoli pezzi di cute o di muscoli si lascino per mezz' ora od un' ora o più nel liquido così composto:

Soluzione di acido formico al 20%[2] . . . . p. 66.
Soluzione acquosa satura a caldo di Sublimato corrosivo p. 34.

2. Lavaggio rapido in acqua corrente.

3. Porre i pezzi, per 20 o 40 minuti, nella soluzione all' 1% di Cloruro d' Oro purissimo.

4. Asciugare accuratamente con carta bibula, o con panno pulito, e porre i pezzi in un vasetto di vetro con una soluzione al 2% di acido formico. Il vasetto si lasci all' oscuro per 12—15 ore.

5. Trascorso il qual tempo si esponga il vasetto ai raggi solari per 6—8 ore, senza cambiare il liquido. Si procuri che i raggi del sole, a volta a volta, bagnino le diverse parti della periferia del vasetto medesimo.

6. Si cavino i pezzi; si asciughino accuratamente e si pongano finalmente in Glicerina pura.

7. Dopo 8 o 10 giorni si proceda alla dilacerazione. I preparati vanno chiusi in Glicerina pura.

Il primo liquido (Soluzione di acido formico e soluzione di sublimato corrosivo) va allestito poco avanti d'essere adoperato. Lasciando il liquido a sè si vedrà, dopo poche ore, incominciare a formarsi una finissima precipitazione cristallina, che perdura molti giorni. Esaminato chimicamente il precipitato si è visto essere dato da Calomelano (Cloruro mercuroso), formatosi per riduzione dal Sublimato corrosivo (Cloruro mercurico); l'azione riducente si effettua per la presenza dell' Acido formico. Tale riduzione, che avviene lentamente alla temperatura ambiente, può essere molto accelerata qualora si riscaldi il liquido. Si comprende che la miscela così scomposta non possa più servire allo scopo; da ciò la necessità di prepararla poco avanti di servirsene.

---

[1] Ruffini, Un metodo di reazione al Cloruro d'Oro per le fibre e le espansioni nervose periferiche. Atti d. R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Ser. IV, Vol. XIV, No. 1—2, p. 25—28. 1902.

[2] Adoperare qui ed al n. 4 l'acido formico Merck al titolo del 50%.

Adottando questo metodo, tutte le guaine della fibra nervosa saranno poste in rilievo e si distingueranno l'una dall' altra per la diversità del colore.

Il cilinder axis, nelle parti dove la colorazione è più intensa, assume la stessa tinta della guaina mielinica, mentre che resta diversamente colorato nei punti meno penetrati dalla reazione. Nell' un caso e nell' altro non è mai visibile osservando una fibra di lato, mentre può vedersi nel secondo caso, allorquando si praticheranno sezioni trasversali di tronchi o di fibre nervose. Il cilinder axis nudo, come sempre si ha nelle espansioni periferiche, non resta affatto colorato.

La guaina mielinica acquista un colore viola scuro nei punti di giusta penetrazione; questo colore diventa nero nelle parti più colorate e viola rossastro in quelle meno colorate. In tutti i casi la sua colorazione cessa, naturalmente, in corrispondenza dello strozzamento preterminale. Mentre adunque il metodo serve a mettere bene in evidenza la guaina mielinica, non servirebbe affatto quando si volesse studiare la parte assile della fibra non circondata da mielina.

La guaina sussidiaria assume una bella colorazione viola chiaro, che può leggermente variare in taluni punti, acquistando una leggera tonalità rosea.

Le lamelle della guaina di Henle sono riconoscibili a colpo d'occhio per il loro colore rosa, leggerissimamente violaceo.

Questo metodo adunque si addimostra preziosissimo per il nostro studio, analizzando egli stesso, per differenti colori, le diverse guaine poste attorno alle fibre nervose; è anche utile, come vedremo, per dimostrare la struttura delle diverse parti.

§ 1. Guaina sussidiaria.

Diedi l'attributo di sussidiaria alla guaina da me descritta, perchè serve, secondo ch' io giudico, a proteggere, e quindi a sussidiare le fibre nervose di senso nel loro lungo tragitto, tanto nella cute quanto nei muscoli. Senza un tale sussidio queste fibre andrebbero soggette, con ogni probabilità, ad essere contuse o lacerate per la più lieve causa traumatica.

Chiamai tratto terminale tutto il tratto di una fibra nervosa che intercorre tra un tronco nervoso (dal quale si diparte) ed una espansione periferica (dove arriva).

Essendo la guaina sussidiaria esclusivamente propria, come meglio vedremo in seguito, delle fibre nervose di senso, così tutto quanto vien detto in questa descrizione va riferito alle fibre di tale natura.

Forma e rapporti (Fig. 1 e 2). È posta tra la guaina di Schwann e quella di Henle. Ha la forma di un cilindro cavo; per cui in essa dobbiamo considerare due superficie: l'esterna e l'interna, ed un lume. La sua superficie esterna è convessa e trovasi a contatto diretto colla superficie interna concava della guaina di Henle. La superficie interna concava contrae intimi rapporti colla superficie esterna convessa della guaina di Schwann. Il lume accoglie la fibra nervosa mielinica e non percorre la guaina esattamente nell' asse, ma si piega irregolarmente o da un lato o dall' altro; da ciò risulta che il lume stesso sia leggermente tortuoso. In corrispondenza degli strozzamenti anulari del Ranvier la guaina sussidiaria non si avvalla.

Diametro. La grandezza del diametro è varia nelle diverse fibre e nei differenti punti di una stessa fibra. Dalla misurazione del diametro, io ottenni queste cifre estreme: 17—45 μ, ma il diametro più comunemente reperibile è tra i 20 ed i 32 μ.

Provenienza (Fig. 3). Per studiare con chiarezza la provenienza della guaina sussidiaria sarà bene ricorrere ai nervi collaterali delle dita, dove spesso appare in una maniera schematica. Quando noi osserveremo uno di tali tronchi nel punto d'onde si diparte una fibra, a guisa di un ramo collaterale, per portarsi alla periferia, vedremo quanto segue. Anzitutto va notato che la fibra nervosa in tali casi si stacca dal tronco ad angolo sempre molto acuto e poi rapidamente si piega per assumere un decorso perpendicolare all' asse del tronco. Nel punto e lungo il tratto della fibra dove essa si fa superficiale, vedremo chiaramente comparire attorno alla stessa un involucro spesso, cilindrico e colorato in viola chiaro. Questo involucro non è altro che la guaina sussidiaria. Non v'è bisogno, in preparati così dimostrativi di un lungo studio per comprendere che la guaina sussidiaria provenga e sia formata, con assoluta certezza, dall' endoneurio. Dunque la fibra nervosa nell' abbandonare un tronco nervoso porta con sè e si veste strettamente di una certa quantità di endoneurio, che l'accompagnerà fino alla periferia.

Modo di comportarsi lungo il tratto terminale. La fibra nervosa staccatasi unica dal tronco nervoso, non giunge mai tale sino alla periferia, in modo da formare ad es. un solo Corpuscolo di Pacini od un solo Corpuscolo di Golgi, ma si divide in rami secondarî più o meno numerosi, che si distribuiscono a molti corpuscoli. Anzi è una proprietà delle fibre di senso quella di dare un numero considerevole di rami secondarî, che si dividono alla loro volta in più rami terziarî, i quali da ultimo vanno a formare altrettanti Corpuscoli od intrecci periferici. Orbene talvolta segue che i rami secondarî invece di scostarsi l'uno dall' altro per decorrere isolatamente, si trovino adunati in un tronchicino (Fig. 4). Dopo un decorso generalmente non molto lungo, le fibre del tronchicino si rendono indipendenti e raggiungono la loro destinazione.

La guaina sussidiaria segue sempre fedelmente la fibra nervosa in questi diversi modi di comportarsi. Si biforca insieme colla fibra, chiude in un sol fascio i tronchicini formatisi come di sopra è detto e si ridivide in tanti rami per quante sono le fibre che si rendono indipendenti al di là del tronchicino medesimo. Come pure segue esattamente la fibra nervosa nelle sue molteplici e svariate tortuosità.

Modo di comportarsi alla periferia. Giunta alla periferia, la guaina sussidiaria si comporta diversamente secondo le differenti specie di Organi nervosi periferici.

Questa parte delle nostre ricerche è certamente una delle più interessanti a conoscersi, ma offre sovente delle difficoltà che io ho trovate insormontabili. In taluni Organi (Corpuscoli di Pacini, di Golgi e di Ruffini) ho potuto stabilire con esattezza il modo di comportarsi di questa guaina, mentre in altri bisognerà per oggi limitarci a delle semplici induzioni.

1. Nei Corpuscoli di Pacini. Quando osserviamo uno di questi Corpuscoli nel quale non sia stata strappata, per le manovre tecniche, la fibra nervosa e seguiamo attentamente la guaina sussidiaria nel punto corrispondente allo strozzamento preterminale della fibra, vedremo chiaramente che la guaina stessa non s'interrompe, nè cessa. Essa a livello circa dello strozzamento preterminale si assottiglia e penetra nell' interno del Corpuscolo insieme alla fibra pallida avvolgendola sempre strettamente. Va a costituire cioè la Clava interna.

2. Nei Corpuscoli di Golgi (Organi muscolo-tendinei). Allorchè una o più fibre nervose si accostano al tendinetto di questi Cor-

puscoli, la guaina sussidiaria si espande ad imbuto e va a stratificarsi all' esterno del tendinetto medesimo. Quivi costituisce il rivestimento connettivale esterno, che io già da qualche tempo descrissi e figurai[1]. Non si può però asserire se il detto rivestimento sia tutto formato a spese della guaina o se essa vi contribuisca solo in parte.

3. Nei Corpuscoli di Ruffini (Fig. 5). Anche in questi Corpuscoli la guaina sussidiaria si espande ad imbuto nel punto dove la fibra raggiunge il fuso di sostegno e si continua direttamente col connettivo di esso. I due tessuti passano insensibilmente l'uno nell' altro, colla sola differenza che nel punto di passaggio si osserva la presenza di numerosi nuclei affusati, cosparsi abbondantemente su tutto il fuso di sostegno.

Per le altre forme di Corpuscoli la dimostrazione della continuità fra la guaina sussidiaria e la così detta sostanza granosa di sostegno non mi è stato possibile fare. Però si può lecitamente e logicamente inferire che se il fatto esiste e si è dimostrato chiaramente in tre forme, è assai probabile esista anche nelle altre.

Struttura. La vera struttura di questa guaina non apparirà se studiata col primo metodo (A). Difatti l'errore appare manifesto quando si leggono le conclusioni alle quali ero venuto, su questo proposito nella mia prima nota: «Risulta di una sostanza omogenea, finamente granulosa che non contiene nuclei .... Per quel che a me pare, la guaina sussidiaria dovrebbe essere per natura, simile alla clava interna dei Corpuscoli del Pacini» (p. 469). La figura che accompagnava quella nota e la Fig. 6 delle Tavole annesse a questo articolo, dimostrano come appare la guaina sussidiaria nei pezzi trattati col primo metodo (A).

Le presenti ricerche mi hanno condotto a delle conclusioni opposte in grazia del secondo metodo (B) e per aver potuto osservare, come si è visto sopra, la provenienza di questa guaina. Basterebbe infatti quest' ultima osservazione per convincersi che essa sia di natura connettivale e che possegga quindi la struttura propria di queste sostanze. Ma io ho voluto praticare un' analisi istologica rigorosa per essere maggiormente sicuro del fatto.

Se si osservano in superficie le fibre isolate, come le fig. 1 e 2, già si vedono due fatti molto probativi: la presenza di nuclei affusati, il cui asse è parallelo a quello della fibra, specialmente manifesti nella immediata vicinanza della fibra nervosa; l'esistenza di rigature, di una tonalità più carica del colore della guaina, decorrenti nel senso dell' asse della stessa e leggermente ondulate. Non si stenta a riconoscere nei primi i nuclei delle cellule fisse connettivali e nelle altre la sostanza fondamentale amorfa degli interstizi fascicolari, che assume, in questi preparati, una colorazione più intensa dei fascetti medesimi.

---

[1] Ruffini, Sopra due speciali modi d'innervazione degli Organi di Golgi con riguardo speciale alla struttura del tendinetto dell' Organo muscolo tendineo ecc. Ricerche del Laborat. di Anat. d. R. Univ. di Roma ecc. Vol. VI, fasc. 4, p. 231—253. 1898.

La struttura connettivale tipica di questa guaina ci apparirà chiaramente qualora in una fibra nervosa od in un fascetto di pochissime fibre si pratichi un' accurata dilacerazione. Allora si osserverà come la guaina resti analizzata in fibrille od in fasci di fibrille connettivali tipiche, fra le quali si renderanno manifesti i nuclei delle cellule fisse (Fig. 7).

Comechè queste dimostrazioni non bastassero, io volli tentare anche la prova isto-chimica ricorrendo alla seconda miscela colorante (Carminio d'indaco e soluzione acquosa satura di acido picrico) del metodo della tripla colorazione di R. CAJAL, modificato da CALLEJA. Dalla prova ebbi sempre risultato positivo, di ottenere cioè colorata in turchino la guaina sussidiaria (Fig. 8). Praticai anche una serie di prove dirette a ricercare la presenza o no di fibre elastiche in seno a questa guaina. Il metodo impiegato fu quello di UNNA-TAENZER colle modificazioni successivamente apportatevi da LIVINI e FUMAGALLI. Ma i risultati non furono tali da permettermi di poterle affermare o negare. Dato lo spessore dell' elemento e la pressenza di connettivo che l'attornia, carico di fibre elastiche, si comprende come una tale ricerca non possa aver dati risultati certi. Standocene però alle osservazioni di G. GUERRINI[1] bisognerebbe affermarne la presenza.

Natura della clava interna nei Corpuscoli di PACINI. Risolto così il problema della natura di questa guaina, viene implicitamente ad essere risolto anche il problema della natura della Clava interna nei Corpuscoli di PACINI. Noi abbiamo già veduto com' essa non sia altro che la continuazione della guaina sussidiaria. Ciò sarebbe bastato per decidere della sua natura. Ma io volli maggiormente convincermene colla prova isto-chimica dianzi ricordata.

Fissai, a tale scopo, negli alcools graduali alcuni Corpuscoli di

---

[1] G. GUERRINI, Sugli elementi elastici del tessuto connettivo dei nervi. Ricerche fatte nel Laborat. di Anat. di Roma ecc. Vol. VII, p. 109—151.

Pacini del cellulare sottocutaneo dei polpastrelli delle dita umane e ne praticai delle sezioni trasversali seriate, che colorai col predetto metodo. Per ottenere dei preparati dimostrativi conviene di tralasciare la colorazione nucleare colla prima miscela colorante (Carminio lacca e soluzione acquosa satura di carbonato di litina) perchè l'abbondante quantità di nuclei posti dentro la clava interna, non lascerebbero scorgere chiaramente il colore che essa assume colla seconda miscela. Così trattate adunque le sezioni, mostrano nella più bella maniera la colorazione turchina della clava interna (Fig. 9). E questa colorazione è tanto più probativa in quanto che non è della tonalità di colore delle capsule, ma di quella dell' involucro connettivale esterno del Corpuscolo. Le capsule, come il perineurio dei tronchi nervosi e le lamelle della guaina di Henle, assumono un turchino tendente al verde o meglio un turchino giallastro, perchè alla loro colorazione partecipa l'acido picrico, mentre ciò non accade mai per il connettivo fibrillare.

Mi pare interessante aver potuto risolvere anche questo problema, perchè oggi non si sapeva altro, sulla natura della clava interna, all' infuori che essa fosse costituita di una particolare sostanza granosa, che formava un sostegno alla fibra pallida. L'errore degli osservatori era quello medesimo da me commesso riguardo alla natura della guaina sussidiaria. Errore dato dal metodo di ricerca e che appare chiaramente dalle parole mie, riportate in principio del capitolo sulla struttura.

L'unico osservatore che avesse intuita la verità, fu Ciaccio il quale a proposito della clava interna, così scrive: «Essa si compone di una esterna invoglia soppannata di parecchi nuclei bislunghi, e probabilmente originata dallo smodato ampliarsi della guaina perineurica più interna della fibra nervea midollare; e di una particolare sostanza connettiva apparentemente omogenea, la quale è contenuta ne' vanetti creati da una moltitudine di filolini membranosi, i quali si sollevano dall' interno dell' anzi detta invoglia, e s'insinuano addentro per tutta la grossezza della clava[1]». Più avanti troveremo la ragione e la spiegazione dei filolini membranosi descritti da Ciaccio, e vedremo che anche a questo proposito egli avesse veduta bene la verità, velata, più che altro, dal suo modo originale, ma chiaro, di scrivere. Forse Ciaccio stesso non potè afferrare bene il concetto della struttura della clava interna, perchè gli mancava la conoscenza del primo anello della catena, cioè la provenienza della clava medesima.

---

[1] G. V. Ciaccio, Lezioni di Notomia minuta generale e degli Organi dei sensi. Tipogr. Gamberini e Parmeggiani. Bologna 1890—1895. p. 148.

A me non parrebbe azzardata l'ipotesi di credere che anche la così detta sostanza granosa di sostegno di altre forme corpuscolari, simili a quella di Pacini, possa ragionevolmente ritenersi di natura connettivale e formata dalla guaina sussidiaria delle fibre nervose che vi si distribuiscono. Questa induzione è avvalorata dal fatto che tutte le fibre nervose di senso possiedono la detta guaina.

Guaina di Henle. Negli stessi preparati dove si studia la provenienza della guaina sussidiaria, si può, con altrettanta chiarezza vedere la provenienza della guaina di Henle (Fig. 3). È un errore il dire che essa sia formata da una o poche lamelle concentriche. Il numero per contro delle lamelle è sempre grande tanto in vicinanza di un tronco nervoso, quanto in vicinanza di un Organo periferico (Fig. 1, 2, 3, 4, 10, 15).

Le lamelle traggono la loro origine dal perineurio lamellare di un tronco nervoso, d'onde si stacca una fibra nervosa; sono quindi una diretta continuazione dello stesso perineurio.

Molte lamelle adunque concorrono a formare la guaina di Henle, che, presa nel suo insieme, può paragonarsi ad un cilindro cavo. Nel suo lume viene accolta la fibra midollata rivestita dalla guaina sussidiaria; per cui la faccia interna concava di questa guaina si mette in stretto rapporto colla faccia esterna convessa della guaina sussidiaria e la sua faccia esterna convessa è generalmente abbracciata dal connettivo circumambiente il quale spesso, come vedremo, forma l'ultimo rivestimento esterno di una fibra nervosa di senso.

Il diametro di una fibra nervosa rivestita anche dalla guaina di Henle si accresce considerevolmente. Io ho avuto queste cifre estreme: da 25 a 60 μ.

Il suo modo di comportarsi lungo il tratto terminale di una fibra ripete con esattezza quello della guaina sussidiaria. Non infrequentemente accade d'osservare che in un punto qualsiasi le lamelle di questa guaina si trovino per breve tratto fortemente accresciute di numero. Ciaccio[1] osservò uno di tali ingrossamenti in un punto dove la fibra nervosa era attraversata diagonalmente da una arteriola, ed attribuì erroneamente, secondo me, ad una tale vicinanza l'ispessimento in parola.

---

[1] G. V. Ciaccio, Intorno alle piastre nervose finali ne' tendini de' vertebrati. Mem. d. R. Accad. d. Sc. di Bologna. Ser. IV, Tom. X. 1889.

Alla periferia si comporta diversamente secondo la forma degli Organi nervosi ai quali la fibra si distribuisce.

Nei Corpuscoli di Pacini e nelle numerose loro varietà, si continua direttamente coll' apparecchio capsulare degli stessi e ne ha la medesima struttura.

Nei Corpuscoli di Golgi (Organi muscolo-tendinei) forma la guaina lameliare, posta alla periferia del tendinetto di questo Organo e nella quale A. Cattaneo[1] a mezzo del nitrato d'argento, dimostrò la presenza di cellule endoteliali.

Alla stessa guisa comportasi nei Corpuscoli di Ruffini.

Nei Corpuscoli di Meissner forma la capsula, raramente duplice, che riveste la superficie esterna di alcuni di essi, come io stesso dimostrai[2].

Nei Fusi neuro-muscolari, la guaina di Henle della fibra nervosa di Kühne, come pure delle altre fibre che vanno o formare le terminazioni secondarie od a fiorami, si continua direttamente colle numerose capsule concentriche che stanno in corrispondenza della regione terminale del fascetto di Weismann[3].

Connettivo di rivestimento esterno. È noto come tutti gli annessi della pelle, i lobuli adiposi ed i Corpuscoli nervosi in essa contenuti vengono rivestiti da uno strato più o meno spesso di connettivo fibrillare, che in alcuni di essi, come ad es. nei follicoli piliferi, si ordina in due sensi, costituendo, del follicolo connettivale, lo strato a fibre longitudinali e quello a fibre circolari. Non diversamente accade per i tronchi nervosi e per le fibre nervose nel loro tratto terminale. E questo che dicesi per le fibre nervose della cute, va detto anche per quelle che scorrono dentro ai muscoli volontari. Però, a differenza di quanto avviene nei follicoli piliferi, qui abbiamo che i fasci connettivali si ordinano sempre, almeno per quello che è capitato sotto la mia osservazione, in un senso: nel senso cioè longitudinale.

Questo strato di connettivo è generalmente molto spesso ed anch' esso prende forma di un cilindro cavo. La sua superficie interna si addossa strettamente alla superficie esterna della guaina di Henle (Fig. 1, 2, 4, 10).

---

[1] A. Cattaneo, Organes nerveux terminaux muscolo-tendineux etc. Arch. Ital. d. Biol. Tom. X, Fasc. III, p. 348. 1888.

[2] Ruffini, Sulla presenza di nuove forme di terminazioni nervose nello strato papillare e subpapillare della cute dell' uomo ecc. Siena, Tip. Edit. S. Bernardino. 1898.

[3] Ruffini, On the minute anatomy of the neuromuscular of the Cat. etc. Journal of Physiology. Vol. XXIII, No. 3, 1898, p. 190—208.

Mediante questo involucro più esterno, il diametro di una fibra, nel suo tratto terminale, assume proporzioni ancora più rilevanti. Ed abbiamo così che essa possa giungere da 55 a 215 μ.

La quantità di fibre elastiche contenute nello spessore del rivestimento esterno è considerevole. Così pure non è difficile osservarvi delle cellule adipose, poste specialmente a contatto della guaina di Henle (Fig. 10).

Il tratto terminale adunque di una fibra nervosa mielinica di senso, rivestito dalle tre grosse guaine descritte, che l'abbracciano e lo cingono tutto all' intorno, ci si mostra sotto le microscopiche apparenze di un filo dei cavi sottomarini. Protetto tanto validamente, esso potrà facilmente resistere ai traumi che gli potrebbero venire dal mondo esterno.

Vasi sanguigni. Il tratto terminale è riccamente provveduto di vasi sanguigni (Fig. 10). Noi conoscevamo di già la distribuzione di questi vasi lungo il tratto terminale medesimo[1].

Sono la continuazione delle arteriole che attorno ai tronchi nervosi contribuiscono a formare l'astuccio capillare perifascicolare (Ruffini).

Il loro modo di comportarsi è abbastanza semplice. Generalmente due arteriole, con decorro più o meno tortuoso, scorrono lungo due lati opposti della fibra nervosa, per portarsi all' Organo nervoso periferico. Durante il loro cammino si mandano reciprocamente numerosi rami anastomotici, che cingono ed abbracciano in tutti i sensi la fibra stessa, conchiudendola così in una specie di astuccio reticolato arterioso. Perchè mi par certo che da questo reticolo non nascano mai vene. Queste poi si originerebbero dal circolo capillare che si forma attorno all' Organo nervoso periferico.

I vasi sanguigni scorrono sempre dentro al connettivo di rivestimento esterno. Essi non attraversano mai la guaina di Henle e tanto meno la guaina sussidiaria, che è sempre sprovvista di vasi.

Dunque noi non dobbiamo vedere nel connettivo di rivestimento solo un organo di protezione, come la guaina sussidiaria, ma specialmente un apparato per la nutrizione della fibra nervosa. In esso infatti troviamo accolti tutti gli elementi destinati a questo scopo, quali i vasi sanguigni e le cellule adipose.

---

[1] Ruffini, Contributo allo studio della vascolarizzazione della cute umana acc. Monit. Zool. Ital. Anno XI, No. 9. 1900.

Nutrizione. Qui cade opportuno di farci una domanda. Dato il fatto che i vasi sanguigni si trovano costantemente all' esterno della guaina di Henle e quindi lontani della fibra nervosa, quali saranno le vie per cui il plasma nutritizio può giungere fino agli elementi funzionanti della fibra nervosa stessa?

Io credo che qui siamo davanti ad un fatto simile a quello che ho visto, di questi giorni, esistere tra i vasi delle papille cutanee dell' uomo e le radici cellulari dello strato germinativo dell' epidermide[1]. Infatti io ho potuto chiaramente dimostrare che la via, per cui il plasma dai vasi papillari può giungere fino all' epitelio, è data dalle cellule fisse del connettivo. Queste cellule assumono la forma di corpuscoli stellati quali io figurai fin dal 1893, che da un lato si appoggiano coi loro prolungamenti ai vasi sanguigni e dall'altro si uniscono, pure per mezzo di prolungamenti, alle radici cellulari dello strato germinativo. E così l'epitelio può assumere i liquidi nutritizi trapelati dai vasi papillari per il tramite della catena cellulare qui ricordata.

Ora per i nervi non è stato dimostrato realmente nulla di simile, ma esistono già nella letteratura delle interessantissime osservazioni, le quali fanno vedere che almeno una parte della catena fu già posta in evidenza. Di fatti L. Sala[2] nel 1895 figurò e descrisse: «speciali forme cellulari che si rivelano soltanto col metodo di Golgi e che si presentano come piccoli elementi aventi un corpo molto appiattito, lamelliforme, il quale si applica strettamente alla superficie esterna della fibra nervosa, al difuori della guaina di Schwann, modellandosi in certo modo sulla convessità di essa. Da tutto il contorno di queste cellule partano dei delicatissimi prolungamenti che si portano sulla fibra nervosa e che l'abbracciano per modo da formare in quel punto una specie di anello reticolare che avvolge tutta la fibra nervosa stessa.» Più tardi Dogiel[3] confermò l'esistenza di tali cellule, che egli chiama Sternzellen e vide, ciò che a noi interessa moltissimo, che esse esistono anche nelle ramificazioni delle fibre di senso che precedono immediatamente l'espansione periferica (V, fig. 4, Tav. V del lavoro di DOGIEL). Dunque noi diremo che queste cellule stellate o ramificate esistono sia nelle fibre nervose quando stanno raccolte nei tronchi nervosi, che nel tratto terminale delle stesse. Che le descritte cellule siano di natura connettiva è facile comprendere e già SALA stesso le interpretò «come forme speciali di cellule connettivali proprie dell' endoneurio, le quali hanno assunto la disposizione descritta in rapporto all' ambiente nel quale dovettero svilupparsi».

---

[1] Ruffini, Sui rapporti tra le cellule fisse del connettivo, i vasi papillari e le cellule dello strato germinativo dell' epidermide. Processi verbali d. R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Seduta del 27 Maggio 1904.

[2] L. Sala, Contribution à la connaissance de la structure des nervs périphériques. Arch. Ital. de Biol. Tom. XXIV, 1895, p. 387—393. Bull. d. Soc. Medico-Chirurgica di Pavia. Seduta del 21 giugno 1895.

[3] A. S. Dogiel, Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefäßen der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII, 1898, S. 44—70.

Oggi però che abbiamo acquistate cognizioni più vaste sulla forma e sui reciproci rapporti delle cellule connettivali, non dobbiamo dire che queste cellule dell' endoneurio siano speciali o proprie di questo tessuto, ma la loro forma non è dissimile da quella di altre cellule in altre specie del tessuto connettivo. Già FUSARI[1] richiamò l'attenzione degli anatomici sulla forma e sui rapporti delle cellule del connettivo interstiziale ed io[2] recentemente ho dimostrato che le cellule fisse di tutte le qualità di sostanze connettivali hanno la stessa forma ed i medesimi reciproci rapporti, cioè di essere largamente anastomizzate fra loro in modo da formare dei veri e propri sincizi reticolari.

Per concludere adunque io vedo nella particolarità descritta da SALA e da DOGIEL una manifestazione parziale di un fatto più vasto. Cioè vedo l'ultimo anello di una catena cellulare che, per non uscire dal nostro caso, dalla superficie esterna della guaina sussidiaria giunge fino alla guaina di SCHWANN. Dai vasi sanguigni i liquidi nutritizi giungerebbero agli spazi linfatici della guaina di HENLE e da essa verrebbero trasportati alla fibra nervosa per mezzo della catena cellulare, di cui conosciamo oggi il solo ultimo anello, dato dalle cellule scoperte da SALA.

L'interpretazione data da SALA a queste cellule è puramente morfologica; quindi non può affatto pregiudicare, nè pregiudica realmente, una spiegazione che, come la mia, è fondata sul concetto opposto, cioè sul significato funzionale. Non bisogna dimenticare che altre cellule connettivali, come quelle della sostanza propria della cornea, della membrana nittitante ecc. pur esse piatte e fornite di molteplici e lunghi prolungamenti, sono tuttavia, e senza alcun dubbio, incaricate di servire da veicolo ai liquidi nutritizî.

---

[1] R. FUSARI, Su alcune particolarità di forma e di rapporto delle cellule del tessuto connettivo interstiziale. Accad. d. Sc. Med. e Nat. di Ferrara. Seduta del 21 Gennaio 1894. — Ricerche f. n. labor. di Anat. d. Roma ecc. Vol. IV, fasc. 1, 1894. — Arch. Ital. de Biol. Tom. XXII, 1895, p. 111—113.

[2] RUFFINI, La forma delle cellule tendinee nel gatto e nell' uomo, comparata con quella di altre cellule in altri tessuti di origine mesenchimale. Processi verbali d. R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Seduta del 30 Gennaio 1904.

§ 2. Comparazione colle fibre di moto.

Le fibre nervose di moto nell' uomo decorrono sempre raccolte in tronchi più o meno voluminosi fino in prossimità di quella parte di un muscolo dove contemporaneamente si scostano per formare una piastra motrice. Il loro tratto terminale è ugualmente brevissimo per tutte.

Da ciò la conseguenza che non abbiano bisogno di uno speciale apparecchio di protezione essendo sufficientemente protette dalle masse muscolari.

Il perineurio dei tronchicini, a livello del punto dove a guisa di ventaglio le fibre si espandono, passa a rivestire ogni singola fibra, involgendola di una sola lamella. Questa però non la cinge strettamente, ma lascia un certo spazio, il quale in taluni punti appare più ampio ed in altri più ristretto. La fibra nervosa non scorre precisamente nell' asse di questa semplice guaina di Henle, ma vi cammina descrivendo leggere tortuosità. Se lo spazio esistente fra guaina di Henle e guaina di Schwann sia pieno di connettivo o di linfa, io non ho potuto davvero decidere, essendo tale ricerca difficilissima a farsi.

Quello però che maggiormente a noi interessa è di conoscere la differenza che corre tra lo spessore del tratto terminale di una fibra di moto e quello di una fibra di senso.

La differenza è grandissima, come può rilevarsi ponendo a raffronto la fig. 11 colle fig^{e}. 1 e 2, disegnate allo stesso ingrandimento.

Il diametro delle fibre di moto, rivestite della guaina di Henle, misura nell' uomo da 7 a 9 μ.

In vicinanza della piastra motrice e più precisamente in corrispondenza, o poco avanti, dello strozzamento preterminale, la guaina di Henle si espande ad imbuto, passa sopra alla piastra motrice ed al di là e tutto all' intorno di essa si continua, o si salda, sul sarcolemma della fibra muscolare.

Questa disposizione della guaina di Henle fa sì che diventi molto difficile, se non impossibile, decidere con assoluta certezza se la piastra motrice sia epi- o piuttosto ipolemmale. Questione sempre agitata e mai risolta. Ed io credo che, coi mezzi che oggi possediamo, non si passa essere sicuri nè dell' una nè dell' altra ipotesi. Le opinioni emesse a tal proposito, io le ritengo completamente d'indole soggettiva.

§ 3. Struttura dell' endoneurio nei rami dei nervi collaterali.

La struttura della guaina sussidiaria, come noi l'abbiamo descritta, non è certamente completa. Abbiamo tralasciato ad arte di parlare ad es. delle cellule del connettivo, della sua intima tessitura e del modo come è disposto.

Studiando la struttura di questa guaina su sezioni trasversali e pensando che essa è una continuazione diretta dell' endoneurio, mi avvidi di non trovare accordo tra la struttura che osservavo nella guaina, con quella che si conosce dell' endoneurio. Prima di pensare ad un cambiamento di struttura avvenuto nel connettivo della guaina sussidiaria, pensiero poco logico di per sè stesso, volli vedere come si presentava l'endoneurio nei rami dei nervi collaterali delle dita, sui pezzi trattati anch' essi col secondo metodo (*B*). Ristudiando così la struttura dell' endoneurio di questi rami, potei rendermi completa ragione della struttura che presenta la guaina sussidiaria studiata in sezioni trasversali.

La descrizione classica stabilisce che l'endoneurio, o connettivo intrafascicolare, staccatosi dalla superficie interna dell' ultima lamella del perineurio, penetra nel fascio nervoso secondario e lo divide in fascetti primarî. Esso si presenta sotto forma di delicate laminette le cui diramazioni si portano tra le singole fibre, riempiendone gli spazi interposti ed abbracciandole strettamente con una rete di sottilissime fibrille.

Non così certamente accade nei rami dei nervi collaterali delle dita. Non vi è bisogno ch' io spenda molte parole per descrivere ciò che la mia fig. 12 eloquentemente dimostra.

Dalla superficie interna dell' ultima lamella del perineurio si staccano numerosi sepimenti che ben presto si anastomizzano fra loro, formando un delicato e stretto reticolo a maglie poligonali, che si porta dalla periferia verso il centro del nervo. Le maglie non racchiudono le fibre nervose, ma i loro fili incontrandole si applicano strettamente sulla guaina di Schwann.

Le placchette poligonali conchiuse e delimitate dalle maglie sono occupate da altro connettivo che non ha la provenienza nè la disposizione di quello ora descritto. Esso è costituito da fasci molto stipati e decorrenti secondo l'asse longitudinale del tronco nervoso. Lo stipamento dei fasci fa sì che questa parte dell' endoneurio appaia, specialmente se l'osservazione vien fatta a piccolo ingrandimento, sotto forma di una sostanza omogenea, senza struttura apparente. Qualora però si guarderanno i preparati a forte ingrandimento, stringendo il diaframma, si vedrà comparire un delicatissimo mosaico, fatto di placchette poligonali, chiare, coi contorni colorati in viola o rosa, secondo i punti più o meno penetrati dalla colorazione aurica. Non stenteremo a riconoscere nelle placchette le sezioni trasversali dei fascicoli connettivali e nelle linee di contorno la sostanza fondamentale amorfa. Presso a poco la stessa immagine presentano in sezione i fasci connettivali del corion cutaneo.

Appare adunque chiaramente dimostrato che l'endoneurio nei rami dei nervi collaterali delle dita sia fatto di due parti: l'una, molto scarsa, che deriva dalla superficie interna dell' ultima lamella perineurica, che è formata da lamine sottilissime anastomizzate e che corrisponde all' endoneurio delle descrizioni classiche; l'altra, molto abbondante, divisa dalla prima in fasci poliedrici, costituita da fascicoli, pur essi poliedrici, riuniti da sostanza fondamentale amorfa e decorrenti secondo l'asse longitudinale del nervo.

Quindi, non per creare nomi nuovi, ma per necessità di cose, conviene fare una distinzione fra le due parti dell' endoneurio, chiamando: endoneurio reticolare l'una ed endoneurio fascicolare l'altra.

L'abbondante quantità di tessuto connettivo endoneurico fa sì che in questi rami le fibre nervose siano assai più discoste che nei nervi misti; questo fatto si deve unicamente all' esistenza dell' endoneurio fascicolare.

Le lamine dell' endoneurio reticolare possono talvolta assumere la forma di setti, piuttosto spessi, che passano da una parte all' altra della faccia interna dell' ultima lamella perineurica dividendo il tronchicino, che in tali casi assume valore di fascio secondario, in due o più fasci primarî, senza che il tronchicino stesso perda la sua individualità (Fig. 13). Mentre altre volte può seguire che i setti endoneurici partiscano realmente il tronchicino in due fasci distinti; allora si hanno lamelle comuni, che abbracciano il tronco come se fosse unico, lamelle individuali che abbracciano ciascun fascio ed una lamella divisoria che va da una parte all' altra della lamella comune più interna (Fig. 14).

Le fibre nervose, secondo il punto di penetrazione minore o maggiore, possono assumere diverso colore e possono o no lasciar vedere il cilinder axis. Nei punti di maggior penetrazione acquistano un colore quasi nero (Fig. 12); in tal caso non si scorge il cilinder axis, ma vien posto molto bene in evidenza l'endoneurio reticolare. In quelli di minor penetrazione la guaina mielinica resta colorata in rosso molto scuro ed il cilinder axis in rosso chiaro (Fig. 13); l'endoneurio reticolare non è posto completamente in evidenza, mentre quello fascicolare risalta chiaramente pel colore rosa che prende la sostanza fondamentale amorfa.

Le cellule proprie dell' endoneurio, in ambedue i casi, sono abbastanza bene poste in evidenza. Sono generalmente intercalate tra i fili della rete dell' endoneurio reticolare. Talune sono strettamente appoggiate alla guaina di SCHWANN della fibra nervosa. Io son certo però che non sia questo il metodo migliore per metterle bene in evidenza e per far risaltare i loro caratteri morfologici, meglio si presterebbe a tale scopo il primo metodo (A) col quale io ottenni preparati meravigliosi per le cellule di diverse qualità di connettivo. Chi facesse di queste cellule particolare oggetto di ricerca, troverebbe senza dubbio fatti di capitale importanza non solo riguardo alla forma, ma per il modo onde sono disposte e per il significato funzionale che debbono certo avere. Ho già ricordato a tale proposito le interessantissime ricerche di L. SALA e di DOGIEL.

Vasi sanguigni. — Anche i tronchi nervosi di qualsiasi grandezza sono circondati dal connettivo di rivertimento esterno, dentro al quale trovasi l'abbondante ed elegante astuccio capillare perifascicolare, i cui tronchi arteriosi promanano dalla rete vascolare profonda della cute. Dall' astuccio capillare si partono i rami che si distribuiscono dentro al tronco nervoso, seguendo le lamine endoneuriche. Nei tronchi minimi, come pure nel tratto terminale delle fibre nervose i capillari non penetrano mai, almeno per quello che è capitato sotto la mia osservazione, al disotto della guaina di HENLE.

§ 4. Comparazione colla struttura della guaina sussidiaria.

Messa in luce la struttura dell' endoneurio nei rami dei nervi collaterali è facile comprendere la struttura della guaina sussidiaria.

Ripete esattamente in tutte le sue particolarità la struttura dell'endoneurio dei nervi da noi studiati.

L'endoneurio reticolare si origina sotto forma di laminette dalla faccia interna dell' ultima lamella della guaina di HENLE. È molto scarso e non forma il caratteristico reticolo osservato sui nervi (Fig. 15).

L' endoneurio fascicolare è, come nei nervi, molto più abbondante del precedente. Risulta anch' esso di placchette poligonali chiare, divise dalla sostanza fondamentale amorfa colorata più intensamente. Evidentemente anche qui le placchette hanno lo stesso significato di fascicoli connettivali tagliati trasversalmente.

Le cellule proprie, piuttosto abbondanti, sono in connessione diretta colle laminette dell' endoneurio reticolare. Talune di esse sono accollate alla guaina di Schwann della fibra nervosa, altre sono poste verso il mezzo, altre infine nella parte più periferica della guaina sussidiaria. La disposizione delle cellule qui più che mai avvalora l'ipotesi da me formulata riguardo alla nutrizione di queste fibre.

A proposito della clava interna nei Corpuscoli di Pacini, promisi di dare la ragione dei filolini membranosi descritti da Ciaccio nell' interno della clava stessa. Ponendo a raffronto la descrizione di Ciaccio colla fig. 15 si vedrà chiaramente come i suoi filolini corrispondono esattamente, per l'origine e pel decorso, alle laminette dell' endoneurio reticolare.

Una questione di secondaria importanza sarebbe quella di potere stabilire se l'endoneurio fascicolato sia ordito a fasci od a lamelle. Le sezioni trasversali dei nervi e della guaina sussidiaria deporrebbero per l'orditura a fasci, mentre riguardando in superficie la guaina, parrebbe per contro che il detto connettivo sia ordito a lamelle. Io, valendomi di osservazioni fatte in altre modalità di tessuto connettivo, sarei per concedere maggior valore alle immagini in superficie piuttostochè a quelle su sezioni trasversali. Per cui ritengo più probabile che l'endoneurio fascicolare sia ordito a lamelle.

§ 5. Fibre nervose grosse e sottili.

La presenza di fibre nervose mieliniche grosse e sottili nei nervi cerebro-spinali fu già da molto tempo avvisata dagli anatomici. E, com' era naturale, molte teorie furono avanzate per ispiegarne la ragione. La loro grossezza venne posta in relazione con la funzione, con la lunghezza del percorso e persino con la frequenza della funzione.

L'analisi moderna ammette fibre mieliniche sottili, medie e grandi. Tali differenze si mettono in relazione con l'età, con la specie degli animali ed anche con la funzione. Oltre le mieliniche, in ogni nervo inoltre è presente un certo numero di fibre di Remak o simpatiche.

I tagli trasversali nei tronchi dei nervi collaterali, che senza dubbio alcuno contengono esclusivamente fibre sensitive, mostrano anch' essi fibre mieliniche grosse e fibre sottili o, per essere più esatti, fibre medie e sottili (Fig. 12 e 13).

Le medie misurano da 4 a 7 μ; le sottili da 1 a 2 μ.

Oltre che nei tronchi nervosi le fibre sottili si osservano frequentemente anche nel tratto terminale (Fig. 15) accanto ad una grossa o media fibra di senso ed è contenuta dentro la medesima guaina sussidiaria. La fig. 2 dimostra uno di simili casi; queste due fibre si portavano ad un Corpuscolo di Pacini.

A. Perroncito[1] osservò fibre sottilissime decorrenti dentro la guaina di Henle delle fibre motrici; fatto che io stesso ho potuto controllare.

Quale interpretazione si può dare a queste fibre sottili?

La mia prudenza non mi permette di formulare alcun giudizio sicuro in proposito, perchè non ho nessun fatto positivo di osservazione.

Si potrebbe però, come cosa probabile, pensare che le fibre sottili siano destinate a formare l'Apparato di Timofeew[2]. Questo sospetto è fondato sull' osservazione di quei casi in cui, come nella fig. 2, tanto la fibra grossa quanto la sottile sono destinate a Corpuscoli che, come quelli di Pacini, possiedono questo speciale Apparato nervoso, dato certamente da fibre, come queste, sottili. E se il fatto si potesse dimostrare all' evidenza, si verrebbe anche implicitamente a svelare la natura delle fibre sottili. Perchè io sono convinto, e l'ho dichiarato più volte, che l'Apparato di Timofeew sia formato da fibre simpatiche.

Non mi stancherò mai di ripetere che questi studî dovrebbero stimolare maggiormente l'attività degli studiosi, perchè ad essi è riserbata una gran parte nell' avvenire delle nostre conoscenze sulla disposizione e sui rapporti del sistema nervoso. Checchè se ne pensi da altri, io, come tutti i competenti in materia, sto fermo nel convincimento che lo studio del sistema nervoso periferico porterà un contributo inesperato alla conoscenza dell' architettura di tutto il sistema nervoso. Quando si mediti, conoscendolo, sul progresso veramente singolare che tale studio ha fatto in quest' ultimo ventennio, si troverà la ragione di quanto mi compiaccio asserire.

---

[1] A. Perroncito, Studi ulteriori sulla terminazione dei nervi nei muscoli a fibre striate. Bollet. d. Soc. Medico-Chirurgica di Pavia. Adunanza del 4 Luglio 1902.

[2] Ruffini, Sull' Apparato nervoso di Timofeew od apparato ultraterminale nei Corpuscoli del Meissner ecc. Bibliog. Anat. fasc. 4, Tom. XI. 1902.

Siena, Luglio 1904.

Spiegazione delle figure.

Tavola IX ed X.

Tutte le figure furono disegnate col sussidio della Camera lucida Abbé-Koristka. Ad eccezione delle fig^e. 12 e 15 che furono riprodotte in chiaroscuro, tutte le altre hanno le stesse gradazione di tinta che si osservano nei preparati anatomici. Si deve alla accezionale valentia del disegnatore e miniatore Arturo Nannizzi se tutte le immagini riuscirono di una verità ed esattezza veramente singolari; mi è grato ringraziarlo qui pubblicamente.

Non ho creduto opportuno di porre in tutte le figure le lettere indicative, perchè mi sembrano chiarissime e dimostrative per sè stesse.

Fig. 1. Breve porzione del tratto terminale di una fibra nervosa che si distribuiva ad un Organo muscolo-tendineo di Golgi. Uomo. Oc. 4, Obb. 8*, Koristka. *cr*, connettivo di rivestimento esterno; *gH*, *guaina* di Henle; *gS*, *guaina sussidiaria.*

Fig. 2. Breve porzione del tratto terminale di una fibra nervosa che si distribuiva ad un Corpuscolo di Pacini. Dentro la *guaina sussidiaria* trovasi una fibra nervosa sottile. Uomo. Oc. 4, Obb. 8*, K.

Fig. 3. Tronco nervoso di un nervo collaterale delle dita, che offre un esempio di quei casi in cui una fibra si stacca lungo il percorso del tronco medesimo. La provenienza della *guaina sussidiaria* dall' endoneurio del tronco nervoso è evidente. Uomo. Oc. 4, Obb. 6*, K.

Fig. 4. Tronchicino di tre fibre nervose derivate per suddivisione da una sola fibra. Le tre fibre figlie dopo aver camminato brevemente riunite, si distaccano per distribuirsi all' Organo periferico rispettivo. La *guaina sussidiaria* e la *guaina* di Henle si distribuiscono a ciascun ramo. Uomo. Oc. 4, Obb. 6*, K.

Fig. 5. Corpuscolo di Ruffini. La *guaina sussidiaria* si espande nel connetivo del fuso di sostegno dell' Organo. Uomo. Oc. 2, Obb. 8*, K.

Fig. 6. Sezione trasversale di una fibra nervosa nel suo tratto terminale, trattata col primo metodo (A) e colorata con carminio acido. La *guaina sussidiaria* offre l' aspetto di una sostanza omogena amorfa. Uomo. Oc. 4, Obb. 8*, tubo allungato a 16 mm. K.

Fig. 7. Due fibre nervose riunite in fascio, in cui fu praticata la dilacerazione delle *guaine.* Oltre il punto rivestito dalla *guaina* di Henle, pur essa dilacerata, si vedono le fibrille connettivali di cui risulta composta la *guaina sussidiaria.* Il colore e la struttura differenziono chiaramente le due *guaine.* Uomo. Oc. 3, Obb. 6*, K.

Fig. 8. Porzione del tratto terminale di una fibra nervosa colorata colla seconda miscela colorante di R. Cajal-Calleja. La *guaina* di Henle non venne rappresentata. Uomo. Oc. 4, Obb. 8*, K.

Fig. 9. Taglio trasversale di un Corpuscolo di Pacini, fissato negli alcools graduali e colorato come alla precedente figura. Uomo. Oc. 3, Obb. 6*, K.

Fig. 10. Porzione del tratto terminale di una fibra nervosa. Nel connettivo di rivestimento esterno esistono cellule adipose e vasi sanguigni, che si mandano reciprocamente rami anastomotici. Uomo. Oc. 3, Obb. 6*, K.

Fig. 11. Porzione del tratto terminale di una fibra nervosa di moto. Notisi la differenza di diametro tra questa e le fig$^{e.}$ 1 e 2, disegnate tutte al medesimo ingrandimento. Uomo. Oc. 4, Obb. 8*, K.

Fig. 12. Sezione trasversale di un tronco di nervo collaterale delle dita. Manifestamente appaiono: le sezioni trasversali delle fibre nervose (grosse e sottili), le cellule connettivali dell' endoneurio, l'endoneurio reticolare e quello fascicolare, non che un tratto di perineurio lamellare. Uomo. Oc. 8, Compens. Obb. 1″/15 Semiapocrom. K.

Fig. 13. Sezione come sopra, in un punto di minore penetrazione. Uomo. Ingrandim. come sopra.

Fig. 14. Sezione come sopra. Le fibre nervose e l'endoneurio non vennero rappresentate. Ingrand. come sopra.

Fig. 15. Sezione trasversale di una fibra nervosa nel suo tratto terminale, trattata col secondo metodo (B). La fibra grossa è accompagnata con una fibra sottile. Uomo. Ingrand. come sopra.

Zeitschrift
für
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet
von
Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**
Professor a. d. Universität zu Würzburg
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsiebzigster Band

Zweites Heft

Mit 6 Tafeln und 14 Figuren im Text.

Smithsonian Institution
JUN 16 1905
National Museum

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1905

Ausgegeben den 30. Mai 1905.

Inhalt.

Seite

E. v. Zeller, Untersuchungen über die Samenträger und den Kloakenwulst der Tritonen. Herausgegeben von C. B. Klunzinger und E. Jacob. (Mit Taf. XI u. XII.) 171

Józef Nusbaum, Vergleichende Regenerationsstudien. Über die Regeneration der Polychäten *Amphiglene mediterranea* Leydig und *Nerine cirratulus* Delle Ch. (Mit Taf. XIII—XVI u. 1 Fig. im Text.) . . . 222

Enoch Zander, Der männliche Genitalapparat der Butaliden. (Mit 13 Fig. im Text.) 308

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Vor kurzem erschien:

Gegenbaurs
Morphologisches Jahrbuch.
Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte.
Herausgegeben
von
Georg Ruge
Professor in Zürich.

Dreiunddreißigster Band. Zweites u. drittes Heft.

Mit 7 Tafeln und 65 Figuren im Text. gr. 8. ℳ 26.—.

(Ausgegeben am 12. Mai 1905.)

Inhalt: H. Rex, Über das Mesoderm des Vorderkopfes der Lachmöwe (*Larus ridibundus*). (Mit Taf. III—IX u. 60 Figuren im Text.) — Georg Ruge, Zusammenhang des M. sternalis mit der Pars abdominalis des M. pectoralis major und mittels dieser mit dem Achselbogen. (Mit 4 Fig. im Text.) — Paula Bascho, Beobachtung eines Restes des Hautrumpfmuskels beim Menschen, Pars thoracalis lateralis desselben. (Mit 1 Fig. im Text.) — Georg Ruge, Der Hautrumpfmuskel der Säugetiere. — Der M. sternalis und der Achselbogen des Menschen. — E. Göppert, Bemerkungen zu: A. Fleischmann, Das Kopfskelett der Amnioten. Morphogenetische Studien. 2. Fortsetzung.

Untersuchungen über die Samenträger und den Kloakenwulst der Tritonen.

Nachgelassene Arbeit des † Obermedizinalrats

Dr. E. v. Zeller
in Stuttgart, früher in Winnenthal,

herausgegeben von

Dr. **C. B. Klunzinger,** Prof. emerit. in Stuttgart, in Verbindung mit
Dr. med. **E. Jacob** in Bendorf a. Rh.

Mit Tafel XI und XII.

Vorwort des Herausgebers.

Am 18. September 1902 in seinem 72. Lebensjahr starb rasch an Herzschlag Obermedizinalrat Dr. E. v. ZELLER in Stuttgart, der sich um die Förderung der zoologischen Wissenschaft sehr große Verdienste erworben hatte, wie ich in dem von mir geschriebenen Nekrolog[1] ausgeführt habe. Bald darauf übergab mir die Witwe eine umfangreiche Arbeit des Verewigten über die Samenträger der Tritonen und deren Beziehungen zur Kloakendrüse: eine eingehende Ausführung seiner 1889 und 1890 in dieser Zeitschrift veröffentlichten epochemachenden Arbeit über die »Befruchtung bei den Urodelen«. Das umfangreiche Manuskript war laut handschriftlichem Vermerk schon am 7. Februar 1901 abgeschlossen, und es kann ohne Bedenken unverändert dem Druck übergeben werden.

Die Schwierigkeit bei der Herausgabe liegt aber in den zahlreichen, von ZELLER selbst auf 81 Tafeln angefertigten Zeichnungen zu jener Arbeit, denen fast jede nähere Angabe fehlt. Und doch ist der Text nur verständlich mit Hilfe der Abbildungen. Die nicht leichte Aufgabe des Herausgebers bestand daher in der Erklärung und genauen Bezeichnung der Figuren und deren einzelner Teile.

---

[1] Zum Gedächtnis an Obermedizinalrat Dr. ERNST v. ZELLER, mit Angabe seiner zoologischen Forschungen, von Prof. Dr. C. B. KLUNZINGER in Stuttgart, in den Jahresheften des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 1903.

Da mir, als dem zunächst Beauftragten, diese Aufgabe erst zu zeitraubend erschien, übergab ich das Ganze dem Herrn Dr. Wolterstorff in Magdeburg, welcher sich schon vorher um Erhaltung des Manuskripts bemüht hatte. Derselbe überwies seinerseits die Arbeit an Herrn Dr. med. E. Jacob in Bendorf a. Rh., der auf diesem Gebiete bewandert ist und mit E. Zeller in Schriftverkehr gestanden hatte. Dieser ordnete die vielen Zeichnungen, welche Zeller meist in vielfacher Zahl von demselben Gegenstand angefertigt hatte, und die diesem immer noch nicht vollkommen genug erschienen waren. Er traf eine Auswahl von den besten und ordnete sie dem Manuskript zu. Zeller selbst hatte nur drei derselben als »brauchbar« angemerkt, und zur Verdeutlichung auch einige Schnitzel und Ausschnitte angefertigt.

Im Spätjahr 1903 kamen die Zeichnungen so wieder zurück an mich, mit Erklärung der Tafeln im allgemeinen, aber ohne Bezeichnung der Einzelheiten. Die darunter stehende Bemerkung von Dr. Jacob, »genauere Tafelerklärung kann, wenn erforderlich oder erwünscht, gegeben werden«, hatte ich leider nicht beachtet, und so machte ich mich selbst an diese Arbeit, in welche ich mich bald vertiefte, und woran ich mehr und mehr Interesse bekam, zumal ich nun auch eine große Anzahl von Präparaten, etwa 50, von Zeller meist in Pikrinsäure konserviert, die dem Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart von der Witwe übergeben worden waren, zur Vergleichung benutzen konnte, die aber auch ohne alle Bezeichnung, außer dem Speciesnamen, waren. Auch sie mußten erst geordnet und gesondert werden: Längs- und Querschnitte usw. mit Schere oder Rasiermesser angefertigt. Auch Serienschnitte fanden sich in größerer Zahl, aber, wie mir scheint, etwas unvollkommen, und wie Zeller selbst sagt, unnötig. So kam ich allmählich und mit vieler Mühe auch über die Einzelheiten der Zeichnungen ins klare; das Ergebnis ist die von mir gefertigte Tafelerklärung und die Einsetzung der jeweils zugehörigen Bezeichnung der Abbildungen in den sonst unveränderten Text[1].

---

[1] Eine vorläufige Frucht meiner Studien über Zellers Arbeit war ein von mir am 24. Mai 1904 in Tübingen bei der 14. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft gehaltener und in den »Verhandlungen« derselben 1904 gedruckter Vortrag mit 8 Textabbildungen.

Da ZELLERS Zeichnungen immerhin mir vielfach unvollkommen erschienen, besonders in Beziehung auf Schattierung und plastisches Aussehen, ließ ich sie durch einen Künstler von Fach, Herrn Zeichner L. KULL, unter meiner Aufsicht umzeichnen, auch einige neue, zum Verständnis des Textes notwendige, nach den vorliegenden anatomischen Präparaten, hinzufügen.

Eine wesentliche Mithilfe hatte ich an Herrn Dr. E. JACOB, der meine Tafelerklärungen wiederholt berichtigte, und von Anfang an wohl der geeignetste Herausgeber der ZELLERschen Arbeit gewesen wäre, aber leider hierin sich ablehnend verhielt.

So hoffe ich denn, die schöne Arbeit meines Freundes E. ZELLER für die Wissenschaft nutzbar gemacht zu haben.

Stuttgart, im Juli 1904.

C. B. KLUNZINGER.

I. Über die Samenträger der Tritonen.

Einleitung.

In meinen in dieser Zeitschrift[1] veröffentlichten Mitteilungen aus den Jahren 1889 und 1890 über die Befruchtung bei den Urodelen habe ich einige kurze Angaben in betreff der so ganz eigenartigen Samenträger unsrer Tritonen gemacht und eine Zeichenskizze von dem Samenträger des *Triton alpestris*[2] beigefügt. Ich hatte aber auch damals schon in Aussicht genommen, für später eine eingehendere Beschreibung von ihnen zu liefern, und habe jetzt um so mehr Veranlassung auf den Gegenstand zurückzukommen, da ich auf Grund meiner während der ganzen Zeit weitergeführten Untersuchungen nicht nur einige Ungenauigkeiten und Irrtümer zu berichtigen habe, sondern auch wesentliche Ergänzungen zu geben vermag.

Weiterhin habe ich einige Bemerkungen anzuschließen in betreff der Samenträger der übrigen europäischen Arten, welche ich inzwischen Gelegenheit gefunden habe gleichfalls zu untersuchen, und eine kurze Beschreibung der Samenträger der beiden nordamerikanischen Arten, des *Triton viridescens* und des *Triton torosus*, deren Formen von denen unserer Tritonen und auch unter sich wieder völlig abweichende sind, sowie des japanischen *Triton pyrrhogaster* zu geben[1].

---

[1] Bd. XLIX, 1890, S. 583 ff., Über die Befruchtung bei den Urodelen, und 1891, S. 737 ff., Berichtigung betreffs der Samenaufnahme der weiblichen Tritonen.

[2] S. 592.

A. Die Samenträger unsrer einheimischen Tritonenarten.

1. Allgemeines.

Die gallertigen Samenträger unsrer Tritonen sind hohl und ihre Gestalt war von mir in meinen früheren Mitteilungen als glocken- oder becherförmig bezeichnet worden. Die Bezeichnung »becherförmig ist die zutreffendere, denn der Samenträger besteht aus einem kelchartigen Aufsatz und einem diesen tragenden fußartigen Stück (*F* der Figuren), von welchen beiden der Kelch in seiner Mündung die Samenmasse zu tragen hat, der Fuß aber mit seinem etwas verbreiterten Rand am Boden festgeklebt wird.

Der Kelch ist dem Fuß unter einem stumpfen Winkel aufgesetzt und die Stellung, welche der am Boden festgeklebte Samenträger einnimmt, eine ganz konstante, so nämlich, daß der Kelch nach rückwärts — also entgegengesetzt der Richtung, in welcher das Männchen, von dem Weibchen gefolgt, sich vorwärts bewegt hatte, um den Samenträger abzusetzen — überhängt, wie aus den Figuren (Fig. 3 und 7) deutlich zu ersehen ist. Wir können demnach an dem am Boden festgeklebten Samenträger auch mit Bestimmtheit einen geraden und einen queren Durchmesser, eine vordere und eine hintere, eine rechte und eine linke Hälfte unterscheiden. Die Wandungen der vorderen und der hinteren Hälfte sind einander beträchtlich genähert und es ist somit der gerade Durchmesser kürzer als der quere.

---

[1] Die hier und überhaupt in dieser Arbeit Zellers vorkommenden *Triton*-Arten sind nach neuerer Nomenklatur (Boulenger, Br. Dürigen, Bedriaga, Wolterstorff) folgende:

Gattung: *Triton* Laur. (*Molge* Merr., Bouleng.)

a. Deutsche Arten:
1) *Triton* (*Molge*) *vulgaris* L. = *Triton taeniatus* Schneid.
2) » *palmatus* Dug., Schneid. = *helveticus* Raz., Leydig.
3) » *alpestris* Laur.
4) » *cristatus* Laur.

b. Nicht deutsche, süd- und westeuropäische Arten:
5) *Triton marmoratus* Latr., Frankreich, Spanien.
6) » *Blasii* del' Isle, N.W.-Frankreich.
7) » *Boscai* Lataste, Spanien.
8) » *Montandoni* Bouleng., Moldau.

c. Außereuropäische Arten:
9) *Triton* (*Diemyctylus*) *viridescens* Rafin., N.-Amerika.
10) » » *torosus* Eschsch., N.W.-Amerika.
11) » (*Molge*) *pyrrhogaster* Boie, Japan. Klunzinger.

Die hintere Hälfte des Kelches ist etwas höher als die vordere, doch kommen, weil der Kelch schief auf dem Fuße aufsitzend nach rückwärts überhängt, bei dem angeklebten Samenbecher die oberen Ränder der beiden Hälften ungefähr in die gleiche Ebene zu liegen. — Die Wandung des Kelches ist keine geschlossene, sondern unterbrochen durch eine bestimmte Anzahl von Ausschnitten, deren Ränder nach der Höhlung des Kelches leicht eingerollt sind. Die Außenfläche aber ist ausgezeichnet durch eine größere Anzahl von hervorspringenden und in einer ganz bestimmten Ordnung angelegten lineären Leisten, die Innenfläche ist glatt. Fuß und Kelch stehen in gekreuzter Stellung zueinander.

Was hier gesagt ist, gilt übereinstimmend für die Samenträger aller unserer Tritonenarten. Weiterhin aber finden wir sehr charakteristische Verschiedenheiten der Formen für den Samenträger von *Triton alpestris* einerseits und von *Triton taeniatus* anderseits, wie ich schon in meinen früheren Mitteilungen hervorgehoben habe, und die beiden übrigen Arten verteilen sich in der Weise, daß der Samenträger von *Triton cristatus* der typischen Form des Samenträgers von *Triton alpestris* sich anschließt, der des *Triton palmatus* aber der Form des Samenträgers von *Triton taeniatus*.

2. Samenträger von Triton alpestris (Fig. 1—4).

Zunächst mag der erstere, der Samenträger des *Triton alpestris*, näher beschrieben werden. Die Höhe des Kelches mitsamt dem Fuß beträgt durchschnittlich 8—8,5, in einzelnen Fällen bis zu 9 und selbst 10 mm, bei einer durchschnittlichen größten Breite am oberen Umfang des Kelches von 6 mm und einem geraden Durchmesser von 3,5—4 mm. Die Wandung des Kelches besitzt vier Ausschnitte, von welchen einer der vorderen und drei der hinteren Hälfte angehören. Der rundliche, oder vielmehr gerundet fünfseitige, mehr breite als hohe Ausschnitt der vorderen Hälfte (Fig. 1 und 2 *v.A*) liegt über der Mitte und reicht nach oben bis nahe an den Rand, so daß also hier nur ein verhältnismäßig schmaler Saum übrig bleibt, welcher letztere aber nicht in der Fläche der Kelchwand selbst liegt, sondern nach der Höhlung des Kelches hin zurückgebogen steg- oder spangenartig die Seitenteile jener verbindet. Diese Partie der vorderen Kelchwand ist eine sehr eigentümliche und wichtige, und soll da, wo ich weiterhin von ihr zu sprechen habe, kurzweg als die »Spange« aufgeführt werden (Fig. 1—4 *Sp*). Sie verschmächtigt sich zuerst von den Seiten her und verbreitert sich dann wieder zu einer mittleren annähernd viereckigen kleinen Platte mit zwei nach oben gerichteten spitzigen Ausläufern an den Seiten.

Von den drei Ausschnitten der hinteren Kelchwand sind zwei, welche von unten nach oben etwas auseinanderweichende Längsschlitze darstellen, symmetrisch und seitlich gelegen (Fig. 2—4 *h.s.A*), während ein unpaarer mittlerer Ausschnitt (Fig. 2 *h.m.A*) nach dem oberen Rande zu sich findet und diesen von unten nach oben breiter werdend durchtrennt. Es erhält so das zwischen den beiden seitlichen Ausschnitten gelegene Mittelstück (Fig. 1—3 *h.M*) der hinteren Kelchwand eine sehr auffällige Form, indem es nach unten schmal und wie gestielt, nach oben aber verbreitert und wie in zwei Lappen (Fig. 1—4 *Lp*) auseinandergelegt sich darstellt.

Oben (Fig. 4) ist der Kelch offen, die Mündung selbst aber verhältnismäßig schmal, indem sie von den Seiten her eingeengt wird dadurch, daß die nach einwärts sich umrollenden oberen Ränder der Seitenwandungen sich nach der Mitte hin in eine Art von Falten fortsetzen, welche nach vorn an die Seitenpartien der Spange und die zwei nach oben gerichteten spitzigen Ausläufer ihres Mittelstückes, nach hinten aber an die sich umrollenden Ränder der beiden Lappen der hinteren Kelchwand anschließen. Die Falten überdecken mit den letzteren zusammen seitlich den Hohlraum des Kelches und in dem Grund der so entstandenen muldenförmigen Einsenkung (Fig. 4 *M*) liegt die Mündung (Fig. 4 *K.i*), seitlich begrenzt durch die inneren freien Ränder jener Falten und vorn durch das Mittelstück der Spange, während sie nach hinten in den oberen unpaaren Randausschnitt der hinteren Kelchwand übergeht.

Die Ausschnitte geben entsprechend der Verschiedenartigkeit ihrer Form und ihrer Lage den beiden Kelchhälften, der vorderen und der hinteren, ein ganz verschiedenartiges Aussehen. Noch viel auffälliger aber wird der Unterschied, wenn man dabei die zierlichen leistenförmigen Erhabenheiten (Fig. 1—4 *L*), welche über die Außenfläche des Kelches hinziehen, näher in das Auge faßt und sieht, wie völlig abweichend unter sich die Anordnung derselben auf der einen und auf der andern Kelchwand ist. Auf der vorderen Kelchwand zählen wir 26 Leisten, welche sich symmetrisch über die beiden Seitenhälften der Fläche verteilen — fünf obere Paare, welche quergestellt sind und acht untere, welche abwärts nach dem Fuße zu ihren Verlauf nehmen. Die fünf quergestellten oberen Paare der Leisten (Fig. 1—3 *o.L*) stellen offene Reifen dar. Die beiden obersten sind nur kurz und gehören ganz den sich nach der Mündung zu umrollenden Rändern an. Die drei unteren aber sind um vieles länger und kommen von der hinteren Wand her, auf welcher sie nahe dem äußeren Rand der seitlichen Ausschnitte ihren Anfang genommen haben (Fig. 2 *o.L'*). Sie steigen von hier schräg empor und biegen auf der Seitenwandung angekommen in kurzem Bogen ab, um eine nahezu horizontale Richtung einzuschlagen und so über die vordere Wandfläche weiterzuziehen. Auf dieser am Rande der sich einbiegenden Spange angekommen, scheinen sie kantig zu enden. In Wirklichkeit aber setzen sie sich in äußerst feine Linien fort, welche über die Seitenpartien der Spange hinweg bis zu deren plattenförmigen Mittelstück hinziehen, um erst an diesem ihr Ende zu finden. Die Linien nähern sich in ihrem Verlauf strahlenförmig, verschmelzen jedoch nicht untereinander.

Die acht unteren Paare (Fig. 1 und 2 *u.L*) nehmen ihren Ursprung von dem mittleren Ausschnitt der Vorderwand oder nahe derselben und ziehen in leicht geschwungenem Verlauf nach abwärts, um, auf den Fuß sich fortsetzend, in die Falten des letzteren überzugehen. Dabei bildet das innerste der Mittellinie zunächst gelegene Paar die vordere Kante des Fußes, welche, sich wieder spaltend, in die drei vordersten Falten des Fußes zerfällt.

Die Leisten der vorderen Wandung sind im ganzen sehr regelmäßig gebildet. Doch finden sich auch mancherlei Abweichungen, bald sind einzelne überzählige Leisten vorhanden, bald fehlen einzelne oder sind mangelhaft entwickelt. Das letztere ist besonders häufig zu finden bei dem innersten der Mittellinie zunächst gelegenen Paar. In diesem Fall bildet dann das zunächst folgende zweite Leistenpaar die vordere Kante des Fußes. Nicht selten sieht man auch die eine oder andre der Leisten abbiegen und im Winkel an die ihr benachbarte Leiste herantretend, mit dieser verschmelzen.

Betrachten wir den Samenbecher von hinten her, so finden wir zunächst wieder zu beiden Seiten des Kelches jene oben genannten Leisten (Fig. 2 *o.L'* und *u.L'*), welche nahe den äußeren Rändern der seitlichen Ausschnitte ihren Ursprung nehmen, um von hier über die Seitenflächen hinweg auf die vordere Kelchwand überzutreten, die Anordnung der Leisten auf dem zwischen den beiden seitlichen Ausschnitten gelegenen Mittelstück (Fig. 2 *h.M* und Fig. 2 *a*) aber als eine ganz besondere. Eine mittlere Längsleiste (Fig. 2 *a*, *r*) teilt das Mittelstück in zwei seitliche Hälften. Sie steigt rapheartig und meistens mehr oder weniger stark verbogen gegen den Winkel des oberen unpaaren Randausschnittes empor, während zwei andre Längsleisten (Fig. 2 *a*, *t*) — eine jederseits — den äußeren Rändern des

Mittelstücks entlang verlaufen. Von der mittleren Längsleiste gehen dann nach den Seiten, gewöhnlich leicht gegeneinander verschoben, je fünf Nebenleisten (Fig. 2 *a*, *1—5*) aus, von denen die beiden untersten gerade über dem Fuß gelegenen Paare schwach gebogen mit den Randleisten in Verbindung treten, die drei oberen aber zusammen mit den Randleisten und parallel mit ihnen in die lappenförmigen Seitenteile eintreten, um über diese und auch über ihren umgerollten oberen Rand hinwegzuziehen und an den seitlichen Falten der Mündung angekommen zu enden. Ein weiteres Paar von gleichfalls hier endenden und mit den genannten parallel verlaufenden nur ganz kurzen Leisten (Fig. 2 *a*, *6*) geht von den Rändern des unpaaren (Rand)ausschnittes der Hinterwand aus.

Der Fuß (Fig. 1—3 *F*) ist kräftig entwickelt, sein querer Durchmesser kürzer als der gerade im Gegensatz zu dem Kelch, dessen querer Durchmesser der längere ist, so daß also die längeren Durchmesser des Kelches und des Fußes und ebenso die kürzeren Durchmesser der beiden gekreuzt zueinander stehen. Der Fuß ist hohl und seine nach oben nur mäßig sich verengernde Höhlung steht mit dem Innenraum des Kelches in offener Kommunikation, die Stelle aber, an welcher beide zusammentreffen, zeigt deutlich die Form eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken (Fig. 4 *Dr*). Der Fuß ist nach außen gefältelt und an seinem Rande gelappt. Die Falten werden in ihrem Verlauf nach dem Grund des Kelches allmählich schmäler und niedriger und gehen an jenem angelangt in die Leisten des Kelches über.

3. Samenträger von Triton cristatus.

Die im vorstehenden gegebene Beschreibung paßt im wesentlichen, wie schon oben bemerkt worden ist, wie für den Samenträger von *Triton alpestris*, so auch für den Samenträger von *Triton cristatus*. Doch ist der Samenbecher des letzteren[1] beträchtlich größer als der des *Triton alpestris*. Er mißt in der Höhe 12 mm bei einer größten Breite des oberen Umfanges von 10 mm. Er ist aber auch abgesehen von der verschiedenen Größe leicht von jenem zu unterscheiden durch den abgeflachten und beträchtlich weiteren Grund des Kelches, wie die mehr gerade ansteigenden Seitenwandungen. Auch finden sich auf dem zwischen den beiden seitlichen Ausschnitten gelegenen Mittelstück der hinteren Kelchwand außer der medianen und den beiden Randleisten mit den sie verbindenden queren Nebenleisten vier — bei dem Samenbecher des *Triton alpestris* waren es nur drei — und zwar viel regelmäßiger und schöner, als bei dem letzteren, ausgebildete in die Lappenhälften eintretende Längsleisten. Einen weiteren bemerkenswerten Unterschied bildet die fast gabelförmige Verlängerung der nach aufwärts gerichteten spitzigen Ausläufer der Spange.

---

[1] Hierzu liegt keine ausgeführte Zeichnung von v. ZELLER vor. KL.

4. **Samenträger von Triton taeniatus-palmatus** (Fig. 5—7).

Dagegen finden wir für die Samenbecher von *Triton taeniatus* und ebenso von *Triton palmatus* eine sehr charakteristische und sofort in die Augen fallende Abweichung in zwei ungefähr auf einem Drittel der Höhe des Kelches von dessen seitlichem Umfang ausgehenden und handgriffartig abstehenden Zapfen (*Z*), sowie in einem im Grunde der hinteren Wandung des Bechers gelegenen weiten Ausschnitt (Fig. 6 *f.A*), welcher über dem Rand des Fußes beginnt und nach oben bis auf die Höhe jener Zapfen sich erstreckt. Auch ist der Ausschnitt der vorderen Kelchwand (Fig. 5 *v.A*) nicht in die Quere, sondern in die Länge gezogen und die oberhalb des Ausschnittes befindliche Spange (*Sp*) ganz wesentlich anders gestaltet, als an dem Samenträger des *Triton alpestris.* Es fehlt das verbreiterte viereckige Mittelstück mit den beiden seitlichen Spitzchen und es ist anstatt desselben nur eine mittlere schmale Kante vorhanden, in welcher von den Seiten her die von den Querleisten kommenden feinen Linien zusammentreffen. Die Kante aber ist in eine rückwärts, nach dem Innenraum des Kelches gerichtete, spornartige Verlängerung (Fig. 5—7 *y*), an deren Seiten die eingesenkten Falten der Mündung sich ansetzen, ausgezogen. — Das zwischen den schlitzförmigen seitlichen Ausschnitten (Fig. 6—7 *h.s.A.*) gelegene Mittelstück (Fig. 6 u. 7 *h.M*) der hinteren Kelchwand ist kürzer als bei dem Samenbecher von *Triton alpestris* und von einer mehr gleichmäßigen Breite.

An Größe bleibt der Samenbecher von *Triton taeniatus* und von *Triton palmatus* hinter dem von *Triton alpestris* zurück. Doch kann er immerhin eine Höhe von 8 mm erreichen bei einer größten Breite von 5,5 mm zwischen den Enden der beiden seitlichen Zapfen, wie an seinem oberen Umfang, und einen geraden Durchmesser von 3,5 mm. Die Anordnung der lineären Leisten auf der äußeren Fläche der Kelchwandung wie der Falten des Fußes stimmt in der Hauptsache mit der, wie wir sie bei dem Samenbecher von *Triton alpestris* gefunden haben. Die ganze Gestalt aber der Samenträger von *Triton taeniatus* und von *Triton palmatus* erscheint fast noch seltsamer und kunstvoller, als die der Samenträger der beiden andern Arten, des *Triton alpestris* und des *Triton cristatus.*

Meine Beschreibung der Samenbecher ist etwas umständlich und langweilig ausgefallen. Es war mir nicht möglich sie zu kürzen. Besser aber als aus ihr wird die ganze Eigenartigkeit der Verhältnisse aus den Abbildungen sich erkennen lassen, aus ihnen auch einiges weitere Detail, auf das ich in der Beschreibung nicht eingegangen bin, — wenn es mir auch nicht gelingen konnte, die außerordentliche Weichheit und Zartheit von Form und Masse in einer vollkommen befriedigenden Weise durch die Zeichnung wiederzugeben.

5. Die Leisten und Gallertkugeln der Samenträger.

Daß die Leisten der Kelchwandung, wie die Falten des Fußes zur Versteifung und zur Stützung der Form zu dienen haben, ist wohl zweifellos. Weiterhin ist aber über die gallertigen Samenträger im allgemeinen noch nachzutragen, daß sie sehr weich, kristallhell und farblos, und leicht irisierend sind[1], und daß die ganze Masse des Bechers sich durchaus zusammensetzt aus einer einfachen Lage von mosaikartig dicht aneinander gefügten großen Gallertkugeln, welche nach außen mit einem mehr oder weniger großen Segment hervorspringen[2]. Es entsteht so das wie gekörnte Aussehen der ganzen Oberfläche und die zierliche Zeichnung der wellenförmigen Grenzlinien, welche im Profil gesehen die Ränder der verschiedenen Ausschnitte in der Kelchwandung, wie auch die Umschlagstellen der Leisten da, wo diese von einer Wandfläche auf die andre herübertreten, zeigen. In den Leisten findet man die in einfacher Reihe hintereinander liegenden Gallertkugeln von den Seiten her zusammengepreßt und so ganz beträchtlich verschmälert und gestreckt.

Die einzelne Gallertkugel erreicht einen Durchmesser von 0,12 bis 0,3 mm. — Die größten Kugeln treffen wir im Rand des Fußes. Die Gallertkugel besitzt eine leicht gekörnte Oberfläche und setzt sich zusammen aus einer homogenen hellen Grundsubstanz, in welche eingestreut nur eine mäßige Menge von kleinen glänzenden Kügelchen zu finden ist, aus einem wabenförmig aufgebauten Gerüst, welches die Grundmasse durchsetzt und einem zentral gelegenen ovalen hellen Bläschen, welches in der Länge ungefähr 0,045 mm mißt und ein zweites gleichfalls ganz helles und ovales Bläschen von

---

[1] Meine frühere Angabe (a. a. O. S. 591), daß die Gallertmasse im Wasser aufquelle, ist eine irrige gewesen. Es geschieht dies nicht oder doch nur in einer ganz untergeordneten Weise.

[2] Es liegt keine genauere Abbildung davon vor. Man sieht sie aber deutlich am »Fuß«. Klz.

0,03 mm im Durchmesser einschließt. Durch Methylenblau wird die Kugel, wenn man eine nur schwache Lösung anwendet, als Ganzes gleichmäßig bläulich gefärbt. Verwendet man aber eine stärkere Lösung, so sieht man innerhalb der Kugel intensiv blau gefärbt und in großer Menge eigentümlich gewundene Stäbchen und zackige Körperchen zutage treten, während die ganze übrige Masse der Kugel auch dann sich nicht merklich tiefer zu färben pflegt. — Es ist wohl sicher, daß wir in der einzelnen Gallertkugel eine gallertig umgewandelte Zelle mit Kern und Kernkörperchen vor uns haben.

6. Samenmasse.

Noch ist einiges über die Samenmasse zu sagen, und im besonderen darüber, wo und wie sie innerhalb des weiten Gallertbechers zu liegen kommt. Es geschieht dies in einer ganz bestimmten und recht merkwürdigen Weise immer so, daß die durch die Kloakenröhre hindurchgepreßte und stift-, oder wenn man lieber will, wurmförmig zutage tretende Samenmasse (Fig. 4 und 7 *S*) mit ihrem einen, dem vorderen, Ende an den oberen Rand der Spange angeklebt wird und so rechtwinklig oder auch etwas schief von der letzteren abstehend, durch die Mündung des Bechers hindurch mit ihrem hinteren frei bleibenden Ende bis zu dem unpaaren Randausschnitt der hinteren Kelchwand hinüberreicht. Immer aber haftet die frisch abgegebene Samenmasse nur ganz lose an der Spange. Sie kann mittels einer Pinzette oder auch schon durch die bloße Berührung mit einem zugespitzten Holzstäbchen, an welchem sie sofort hängen bleibt, als Ganzes weggenommen werden und sie wird in gleicher Weise, wenn das brünstige Weibchen über den Samenträger hinwegkriecht, an dessen geschlossener Kloakenspalte oder neben dieser am Kloakenwulst sich anhängend als Ganzes aus dem Becher herausgehoben[1]. Wenn aber nur eine kurze Zeit verflossen ist, so hält der Samenstift schon fester an der Spange und man kann dann beobachten, wie er mit seinem hinteren freien Ende an den Kloakenspalt des langsam vorwärts kriechenden Weibchens sich anheftend vielleicht bis zum Doppelten seiner Länge gedehnt wird, ehe das vordere Ende von der Spange sich losreißt. Daß im weiteren der abgelöste Samenstift für sich bald die Gestalt zu verändern beginnt und kugelförmig wird, habe ich in meiner früheren Mitteilung schon angegeben und ich habe hier nur noch beizufügen, daß, wenn der Samenstift aus dem Gallertbecher nicht entfernt wird, seine ganze Masse sich nach der Spange hinzieht und auch dann, indem sie um die Spange sich herumlegt und diese vollständig umhüllt, ein Kügelchen bildet, in welchem Fall das letztere nun nicht mehr weggenommen werden kann. — Nur in seltenen Fällen habe ich die Samenmasse auf dem Grunde des Kelches liegend angetroffen und ich muß annehmen, daß hier der Samenstift eben gleich nachdem der Samenträger abgesetzt worden war, von der Spange abgefallen sei — eine Annahme, die mir viel mehr für sich zu haben scheint, als etwa die, daß der Samenstift gar nicht an die Spange gelangt und unmittelbar in die Tiefe des Kelchraumes hineingeraten sein könne.

---

[1] Daß das Sichanhängen der Samenmasse gelegentlich auch an andern Stellen des Körpers geschehen kann, habe ich schon in meiner ersten Mitteilung (a. a. O. S. 589) angegeben.

B. Die Samenträger einiger anderen europäischen Tritonen.

Nachdem ich schon bei meinen frühesten Untersuchungen hatte feststellen können, wie sehr verschieden die Formen der Samenträger von *Triton alpestris* und *Triton taeniatus* voneinander sind, hatte ich zunächst an die Möglichkeit gedacht, daß für die übrigen Arten auch noch weitere wesentliche Verschiedenheiten vorhanden sein könnten. Dem ist aber nicht so.

Die beiden gefundenen Formen sind vielmehr typisch für die zwei natürlichen Gruppen von Tritonen, in welche die sämtlichen bekannten europäischen Arten sich verteilen, von welchen die eine, die *Triton alpestris*-Gruppe, neben dem *Triton alpestris* den *Triton cristatus*, *Triton marmoratus* und *Triton Blasii*, die andre neben dem *Triton taeniatus* den *Triton palmatus*, *Triton Montandoni*, *Triton Boscai* und *Triton italicus* in sich schließt.

Der Samenträger von *Triton marmoratus* übertrifft an Größe die Samenträger von *Triton alpestris* und selbst von *Triton cristatus*. Er kann eine Höhe von 13—14 mm erreichen, bei 10,5 mm Breitendurchmesser und 5 mm im geraden.

Von *Triton Blasii* kenne ich die Samenträger nicht. Er gilt als Bastardform von *Triton cristatus* und *marmoratus* und es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sie den *alpestris*-Typus zeigen werden.

Der Samenträger von *Triton Montandoni* ist etwas größer als jener von *Triton taeniatus* und *palmatus*, sonst aber ganz mit demselben übereinstimmend.

Von *Triton italicus* habe ich keine Samenträger erhalten, doch konnte ich mich aus den Überresten einiger Stücke, welche mir Herr Eitel in Magdeburg zu übersenden die Freundlichkeit hatte, mit Bestimmtheit überzeugen, daß sie dem *Triton taeniatus*-Typus angehören.

Auch von *Triton Boscai*[1] habe ich keine Samenträger bekommen können. Es ist aber nicht zu bezweifeln, daß auch sie den *Triton taeniatus*-Typus zeigen werden[2].

---

[1] Den Besitz von *Triton Montandoni* und *Triton Boscai* und damit die Möglichkeit der Untersuchung habe ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. W. Wolterstorff in Magdeburg zu verdanken.

[2] Es ist bedauerlich, zeugt aber auch von der Schwierigkeit der Aufgabe, daß es Zeller nicht möglich war, die Spermatophoren aller europäischen

C. Die Samenträger von Triton viridescens, von Triton torosus und von Triton pyrrhogaster.

Im allgemeinen ist zu bemerken, daß die Samenträger der beiden nordamerikanischen Tritonenarten, des *Triton viridescens* und des *Triton torosus*, wie des japanischen *Triton pyrrhogaster* von derselben gallertigen Beschaffenheit sind, wie die Samenträger unsrer Tritonen, und daß sie in der gleichen Weise abgesetzt und am Boden festgeklebt werden.

Nach ihrer Gestalt aber sind sie sehr verschieden untereinander.

1) Der Samenträger des *Triton viridescens*[1] (Fig. 8) ist völlig abweichend gestaltet von den Samenträgern unsrer und auch aller übrigen Tritonen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit gehabt habe, er erinnert dagegen an die Formen der Samenträger von *Pleurodeles Waltlii* und der allerdings um sehr viel größeren Samenträger von *Amblystoma mexicanum* und *Amblystoma mavortium*. Die Form ist die einfachste. Der Samenträger besteht aus einem scheibenförmigen etwas gehöhlten Fuß mit stark gewulstetem und gelapptem Rand, mit welchem der Samenträger am Boden festgeklebt wird, und aus einem aus der Mitte des Fußes sich erhebenden kegelförmigen Fortsatz, welcher sich nach oben verjüngend in eine sehr dünne, am Ende wie geknöpfte Spitze ausläuft. — Auf der Spitze sitzt die Samenmasse nur lose auf. Sie wird, wie bei unsern Tritonen, stiftförmig abgegeben und gestaltet sich, wenn sie nicht von

---

Tritonen — *Triton* s. str., sowie der Untergattungen *Euproctus* und *Pleurodeles* zu untersuchen und in Wort und Bild genauer zu beschreiben. Hier harrt noch eine ebenso mühsame als dankbare Aufgabe der Forscher! — Zeller selbst hatte noch im Frühjahr 1902 die Absicht, seine Arbeit in dieser Hinsicht zu ergänzen, da er mich um Übersendung neuer Exemplare von *Triton marmoratus*, *Boscai* und *Montandoni* zwecks Untersuchung der Spermatophoren ersuchte. Der vorliegende Abschnitt ist nachträglich eingeschaltet und im Februar oder März 1902 geschrieben worden, wie ich aus unsrem Briefwechsel ersehe. Ohne Zweifel betrachtete ihn Zeller selbst nur als vorläufiges Resümee.

Dr. Wolterstorff.

[1] Einiges hierüber s. in Edwin O. Jordan, The habits and development of the Newt: *Diemyctilus viridescens* in Journal of Morphology, Boston 1893, vol. VIII, p. 269—356, mit Literaturangaben und Tafel XIV—XVIII, hauptsächlich über Embryonalentwicklung. Fig. 2 zeigt einen Samenträger von *Triton viridescens*, zweifach vergrößert. Ferner: E. Zeller, Über *Triton viridescens* in Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. in Württemberg, Stuttgart 1891, S. 170—174, mit Taf. VII. Klunzinger.

dem Weibchen geholt wird, zu einem Kügelchen um, durch dessen Gewicht dann die dünne Spitze des Samenträgers nach der Seite herabgebogen zu werden pflegt.

2) Der Samenträger von *Triton torosus*[1] (Fig. 9—10) ist völlig verschieden von dem des *Triton viridescens*, ebenso verschieden auch von den Samenträgern unsrer Tritonenarten, und für sich höchst eigentümlich. Der Samenträger, welcher eine Höhe bis zu 10 mm erreichen kann, stellt eine Röhre dar, welche in ihrem unteren Umfang am weitesten ist und mit dem leicht umgelegten und gelappten Rand des letzteren so am Boden angeklebt wird, daß sie eine schief nach vorwärts gerichtete Stellung einnimmt, aufwärts aber sich verjüngt. In der vorderen Wandung und ebenso in der hinteren findet sich nach oben ein tiefer Ausschnitt. Der erstere (Fig. 9 *v.A*) ist beträchtlich weiter als der letztere (Fig. 9 und 10 *h.A*). Beide Ausschnitte liegen sich gerade gegenüber und so bleibt zwischen ihnen jederseits ein nach oben rasch sich verschmälerndes Stück von Seitenwandung (Fig. 9 und 10 *s.W*) stehen. Die beiden Seitenwandungen aber bilden je einen zweizinkigen, etwas schräg nach rückwärts gerichteten Fortsatz (Fig. 9 und 10 *u*) und wenden sich alsdann mit einer leichten Senkung abbiegend und so nach oben den Hohlraum der Röhre zum Teil überdeckend gegeneinander, um schließlich von neuem emporsteigend unter sich zu verschmelzen und in einer gleichfalls nach rückwärts gekehrten und krallenartig sich krümmenden Spitze (Fig. 9 und 10 *S*) auszulaufen. Am Ende dieser Spitze hängt

---

[1] Die Möglichkeit auch die Samenträger von *Triton torosus* kennen zu lernen, hatte ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Boveri zu verdanken, welcher mir unter dem 18. Januar 1896, um welche Zeit ich wohl einige erwachsene Männchen des *Triton* besaß, aber keine Weibchen hatte auftreiben können, zwei Weibchen für meine Versuche überließ, und welchem ich für sein freundliches Entgegenkommen meinen großen Dank hier zu wiederholen gern die Gelegenheit benutze. Das Männchen setzte die ersten Spermatophoren am 4. Februar desselben Jahres ab, und von da an zum öftern während der folgenden 6 Wochen.

Nicht unangemessen und nicht ohne einiges allgemeinere Interesse dürfte es sein, wenn ich hier noch die Bemerkung beifüge, daß das eine der genannten Weibchen noch dem kleinen Stamm von Tieren angehörte, welche Professor Semper im Jahre 1877 aus San Francisco mitgebracht hatte, und daß dieses Weibchen, welches, als ich es im Jahre 1896 in die Hände bekam, also doch mindestens 20 Jahre alt sein mußte, vom 10. Februar bis zum 16. Juni 898 Eier abgelegt hat, von welchen Eiern dann 160 zur Entwicklung gekommen; die übrigen 738 aber — eine allerdings ungewöhnlich große Anzahl — unbefruchtet gewesen sind.

sich die Samenmasse (*S*) an. — Die vordere Wand ist unterhalb ihres Ausschnittes flügelförmig ausgezogen (Fig. 9 und 10 *flg*), über die Außenfläche des ganzen Umfanges der Röhre aber verlaufen von unten nach oben gerichtet 15 kräftige Längsleisten (*L*), von welchen fünf, — eine mittlere unpaare und vier seitliche symmetrisch verteilte — dem flügelförmig hervorstehenden Anteil der vorderen Wand angehören.

3) Während die Samenträger der beiden nordamerikanischen Tritonen, wie in vorstehendem gezeigt worden ist, nach ihrer Gestalt unter sich selbst durchaus verschieden sind und auch mit den Samenträgern unsrer Tritonen nicht die allergeringste Ähnlichkeit aufzuweisen haben, muß der Samenträger des japanischen *Triton pyrrhogaster*[1] (Fig. 11—12) notwendig an die Samenträger der letzteren erinnern und zwar an die Form, welche wir als die typische für den *Triton taeniatus* und den *Triton palmatus* kennen gelernt haben. Wir finden bei ihm zunächst wieder die Becherform, dann die Abplattung der vorderen und der hinteren Kelchwand und die gekreuzte Stellung von Kelch und Fuß, wie sie jenen zukommt, wir finden den in die Länge gezogenen mittleren Ausschnitt in der vorderen Wand des Kelches (Fig. 11 *v.A*), ebenso den auf den Fuß übergreifenden und bis zu dessen Rande herunterreichenden Ausschnitt (Fig. 12 *F.A*) im Grunde der hinteren Wandung, und den spornartigen Fortsatz (Fig. 11 *y*) der Spange. Die seitlichen zapfenartigen Vorsprünge, welche über der unteren Wölbung des Samenbechers von *Triton taeniatus* und *Triton palmatus* angebracht, für diese noch so besonders charakteristisch sind, fehlen bei dem Samenträger von *Triton pyrrhogaster*, aber eine zweifellose Andeutung derselben müssen wir in den seitlichen Hervortreibungen (Fig. 11 und 12 *z*) der entsprechenden Wandpartien erkennen. Auch findet sich an der Stelle der gleichfalls fehlenden schlitzförmigen seitlichen Ausschnitte in der hinteren Wandung des Kelches eine deutlich ausgesprochene in der Längsrichtung verlaufende Einsenkung (Fig. 12 *is*) der Wandflächen. — Die Anordnung der über die Wandung des Kelches verlaufenden Leisten (*L*), wie der Falten des Fußes endlich zeigt wiederum zwar nicht vollkommene Übereinstimmung, doch eine unverkennbar große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen, wie wir sie für die Samenbecher von *Triton taeniatus* und *Triton palmatus* gefunden haben.

---

[1] In den Besitz des *Triton pyrrhogaster* bin ich durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. W. Wolterstorff in Magdeburg gekommen, welchem hierfür bei dieser Gelegenheit wiederholter herzlicher Dank gesagt sei.

II. Der Kloakenwulst.

Die Kloakendrüse und ihre Höhle mit der pilzförmigen Papille.

Die Frage, wo und wie der gallertige Samenträger gebildet werde, habe ich schon in meiner ersten Mitteilung[1] berührt und dabei gesagt, »daß die Gallertmasse zweifellos von der Kloakendrüse geliefert und daß die Form durch die Gestalt ihrer Höhle bedingt werde, so zwar, daß durch ihre Wandfläche das Modell für die Außenseite des Gallertbechers gegeben sei und daß im besondern die schmalen leistenförmigen Hervorragungen des Bechers den feinen linienförmigen Furchen, welche in ganz bestimmter Anordnung über die Wandung der Höhle hinziehen und diese wie gefältelt erscheinen lassen können, auf das genaueste entsprechen, während durch die pilzförmige Papille, welche bis dahin als Begattungsorgan gegolten hatte, der Kern der Gußform gebildet und die glattwandige Höhlung des Bechers hergestellt werde«.

Dies in der knappsten Fassung auszusprechen hatte bei jener Gelegenheit genügen können. Hier erscheint mir notwendig, näher auf die Sache einzugehen und dem Leser die Möglichkeit einer unmittelbaren Vergleichung zu bieten dadurch, daß ich, wie zuerst von den Samenbechern, so nun von dem Raum der Kloakendrüsenhöhle, von der Gestalt ihrer Wandflächen und ebenso der pilzförmigen Papille eine möglichst genaue Beschreibung und Abbildung gebe.

Für die nähere Darstellung der in Frage kommenden Verhältnisse und Formen habe ich wieder den *Triton alpestris* gewählt, doch mag es angemessen sein, ehe ich daran gehe, einige Angaben über den Kloakenwulst, wie über die Kloakendrüse selbst vorauszuschicken.

Der Kloakenwulst (Fig. 13) ist bekanntlich eine den Urodelen eigentümliche Bildung und gerade bei den männlichen Tritonen besonders kräftig entwickelt. Er stellt eine der ventralen Seite der Schwanzwurzel aufliegende Hervorwölbung von stumpfovaler Form dar, welche nach vorn[2] sich verflacht, aber doch deutlich und meist auch noch durch einige Hautfalten von der Nachbarschaft abgrenzt, welche seitlich über die Schwanzwurzel hervorspringt und nach hinten kugelig hervorgewölbt scharf von der ventralen Kante des Schwanzes sich abhebt. Der Wulst wird durch eine mediane Spalte halbiert, welche sich über die hinteren drei Viertel der Wölbung erstreckt, die Schwanzwurzel jedoch nicht völlig erreicht.

---

[1] a. a. O. S. 591.

[2] Unter vorn ist hier bei der Besprechung der anatomischen Verhältnisse immer die Richtung nach dem Kopfende, unter hinten die Richtung nach dem Schwanzende zu verstehen.

In seiner Hauptmasse wird der Kloakenwulst durch die unmittelbar unter der Cutis liegende Kloakendrüse[1] (Fig. 13 u. 22 *Kl.dr*) gebildet, die mit ihrem vorderen Ende noch etwas über den hinteren Rand der Symphyse hinaufreicht und sich nach hinten bis zu dem dritten Schwanzwirbel erstreckt. Der Kloakenwulst birgt aber in sich zwei weitere kleine Wülstchen (Fig. 13 und 14 und 23 *E.W*), welche der dorsalen Fläche der Kloakendrüse anliegend noch um etwas über den hinteren Umfang der letzteren hinausragen. Sie gehören der Bauchdrüse (Fig. 23 *Ba.dr*) an[2] und kommen durch die dichte Verknäuelung ihrer in den terminalen Abschnitten ganz außergewöhnlich stark gewundenen Ausführungsgänge zustande. Mit ihren letzten Enden treten diese übrigens, wie gleich hier bemerkt werden mag, sich wieder streckend, aus den seitlichen Rändern der Wülstchen heraus, so kurze frei hervorstehende Röhrchen bildend, »die fadenförmigen Papillen (Fig. 13—15 und 22—24 *fd.P*) LEYDIGS, welche dieser selbst jedoch irrtümlicherweise, wie schon durch M. HEIDENHAIN[3] nachgewiesen worden ist, als der Kloakendrüse zugehörig angesehen hat.

Dem dorsalen Umfang der Kloakendrüse anliegend, finden wir außer dem Kloakenrohr (Fig. 22 *Kl.D* und 17 und 23 *D*) mit dem hinteren Abschnitt der Harnblase (Fig. 22 und 23 *H.bl*) die je in zwei seitliche Bündel zusammengeordneten Ausführungsgänge der Beckendrüse (Fig. 22 u. 23 *Be.dr*) und der Bauchdrüse (Fig. 22 u. 23 *Ba.dr*), sowie die den Urodelen eigentümlichen Muskelpaare (Fig. 26 und 17), welche von den oberen Schwanzwirbeln zu dem Beckenring und zu den Oberschenkeln verlaufen.

---

[1] Die hergebrachte Bezeichnung der »Kloakendrüse« wird am besten beibehalten werden, obschon, wie aus der weiteren Darstellung hervorgehen wird, Drüse und Kloake kaum mehr als in einem topographischen Verhältnis nächster Nachbarschaft zueinander stehen. Aufzugeben aber ist die Bezeichnung der Drüsenhöhle als »Kloakenhöhle« oder auch als »Kloakenkammer«, wie M. HEIDENHAIN (Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen im Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXV, Heft 2, 1890, S. 184) will.

[2] Siehe auch HEIDENHAIN, a. a. O., Taf. X, Fig. 1—3 *ba*. (KLZ.)

[3] a. a. O. S. 183.

Die Cutis des Kloakenwulstes ist sehr drüsenreich und zeigt während der Involutionszeit, in welcher jener ganz beträchtlich und wohl auf ein Viertel seiner Masse oder mehr reduziert sein mag, ein in eigentümlicher Weise warzig rauhes Ansehen, eine Menge von kleinen, rundlichen, dicht aneinander gedrängten und zum Teil unter sich verschmelzenden Höckern (Fig. 13 und 22 in *H.W*), welche in mehrfachen Reihen den Spalt umgeben und nicht ohne eine gewisse Regelmäßigkeit angeordnet erscheinen. Diese Höcker verbreitern sich mit der Schwellung des Kloakenwulstes, welche während der Brunstzeit eintritt, ganz beträchtlich und verflachen dabei so, daß schließlich der ganze Wulst ein fast gleichmäßig glattes Aussehen bekommen kann.

Die Cutis ist in der Ausdehnung der ventralen Wölbung des Kloakenwulstes nur durch ein sehr spärliches, lockeres und dehnbares Bindegewebe mit der Kloakendrüse und ebenso nach hinten von dieser mit den zwei kleinen der Bauchdrüse angehörenden Wülstchen verbunden, liegt ihnen also nur äußerst lose und verschiebbar auf. Sie bildet aber auch noch eine von der medianen Spalte ausgehende, einem Präputium vergleichbare Duplikatur (Fig. 13 bei *H.Sp* und Fig. 22 *H.F*), welche gleichfalls nur eine Spur von Bindegewebe in sich schließend, mit größter Leichtigkeit auszugleichen ist, und deren innere von der Umschlagstelle her ganz bedeutend verdünnte und völlig drüsenlose Platte erst in einer gewissen Entfernung von dem durch die Kloakendrüse hindurchgeführten Schlitz auf der ventralen Wölbung der letzteren sich ansetzt, und in gleicher Weise hinter dieser an den beiden Endwülstchen der Bauchdrüse. Längs ihrer Insertionslinie aber ist die Duplikatur fest mit jenen verwachsen und ebenso nach vorn und nach hinten von dem Kloakenwulst, wie zu beiden Seiten desselben mit der hier befindlichen Muskulatur.

Was nun die Kloakendrüse selbst betrifft, so ist diese (Fig. 16, 17, 22 *Kl.dr*) von ovaler, von der Bauch- und der Rückenseite her zusammengedrückter Form, dabei nach dem vorderen Umfang hin sich verflachend in der Weise, daß hier die ventralen und die dorsalen Flächen in einer scharfen Kante aufeinander treffen, in ihrem hinteren Umfang aber kugelig gewölbt mit einer medianen Einziehung (Fig. 13 *h.m.E*).

Die Drüse birgt in ihrem Innern von dicker Wandung umschlossen eine Höhle, und aus deren Rückenwand sich erhebend[1] die pilzförmige Papille.

---

[1] Besser »sich herabsenkend«. (Klz.)

Die Höhle (Fig. 17 und 22 *kl.dr.H*) ist nach vorn, nach beiden Seiten, und für die vorderen zwei Drittel des dorsalen Umfanges geschlossen, in der ganzen Länge ihrer ventralen Wandung aber, wie im hinteren Drittel der dorsalen geöffnet durch einen medianen die Richtung der Cutisspalte einhaltenden Schlitz (Fig. 13, 15 und 17 *u.Sp* = untere Spalte), welcher so die Drüse mit ihrer Höhle, einer dickschaligen Muschel vergleichbar, in zwei seitliche Klappen auseinander legt. Der durch die ventrale Wandung gehende Anteil des Schlitzes ist beträchtlich länger, der kürzere dorsale Anteil (Fig. 13, 14 und 16 *o.Sp* = obere Spalte) öffnet das Kloakenrohr zu einer Rinne (M. HEIDENHAINS »Flimmerrinne«).

Der Schlitz der ventralen Wandung stellt jedoch keineswegs eine einfache lineäre Durchtrennung der Drüsenmasse dar, wie wir sofort erkennen, wenn wir die Cutisspalte vorsichtig auseinanderziehen, viel besser, wenn wir beobachten können, wie das Tierchen selbst im Zustand der geschlechtlichen Erregung die Cutisspalte öffnet und geöffnet hält während der ganzen Dauer des Vorspiels bis zu dem Moment, in welchem die plötzliche äußerste Erweiterung der Spalte erfolgt und der Samenträger abgesetzt wird. Indem mit dem jedesmaligen Eintritt der geschlechtlichen Erregung die Cutisspalte nach den Seiten auseinandergezogen und die präputiumartige Duplikatur bis zu ihrer Insertionslinie ausgeglichen wird, kommt in der ganzen äußeren Erscheinung des Kloakenwulstes eine sehr auffällige Veränderung zustande (Fig. 13). Die Grenze der Cutis bildet ein längliches nach vorn sich zuspitzendes, nach hinten breiter werdendes Oval, und innerhalb dieses Ovals tritt eine entsprechende Partie der ventralen Wölbung der Kloakendrüse und ihres kugeligen hinteren Umfanges, und treten nach hinten von letzterem und unmittelbar an ihn sich anschließend die Endwülstchen der Bauchdrüse mit den jetzt steif von ihnen abstehenden röhrenförmigen Enden ihrer Ausführungsgänge frei zutage. Die Mitte des Ovals aber einnehmend sehen wir auf das schönste die eigenartige Bildung der die ventrale Drüsenmasse durchsetzenden Spaltöffnung vor uns. Ihr vorderes Drittel (Fig. 13 und 22 *V.r* = Vorraum) zeigt sich nicht unbeträchtlich erweitert, von gerundet dreieckiger Form und von einer bestimmten Anzahl von zierlichen zottigen Läppchen (Fig. 13 *L*) umgeben. Im mittleren Drittel bleiben die medialen Flächen der gespaltenen Drüsenwandung sich genähert und stellen einen schmalen Schlitz dar, auf dessen Grund aber jederseits noch eine Gruppe von sechs kleinen in den Schlitz hereinragenden warzenförmigen Erhabenheiten (Fig. 13 *q*) unschwer zu erkennen ist. Im hinteren Drittel weichen die Flächen leicht gebogen auseinander. — Durch die Spalte hindurch sieht man auf die Platte der pilzförmigen Papille (Fig. 13 *p.P* und *p.P'*) und nach hinten von dieser auf den durch die Masse der dorsalen Drüsenwandung in die Tiefe dringenden Schlitz (Fig. 13 *o.Sp* = obere Spalte) und auf den Grund des durch ihn zu einer Rinne geöffneten Kloakenrohrs. Man kann auch nach hinten von der pilzförmigen Papille rechts und links den hinteren Rand des weiten Zugangs erkennen, welcher von dem medianen Schlitz aus in die beiden Seitenhälften der Drüsenhöhle hineinführt[1].

Die wichtigste Partie ist zunächst die dreieckige Erweiterung des vorderen Drittels der Spaltöffnung — in Wirklichkeit ein aus der Masse der ventralen Drüsenwandung herausgeschnittener Vorraum (Fig. 13 und 22 *V.r*) der Drüsenhöhle, welcher etwas schräg nach innen und vorwärts gerichtet zu dem vorderen Ende der Höhle führt. Schon die äußere Mündung des Vorraums zeigt deutlich die dreieckige Gestalt, — ein gleichschenkliges Dreieck mit nach vorn gerichteter Spitze, und einer kürzeren durch den Drüsenschlitz halbierten Grundlinie. 16 zottige Läppchen (Fig. 13 *L*) umgeben, in besonderer Weise zu dem zierlichen Aussehen des Ganzen beitragend, die Mündung und verteilen sich symmetrisch in der Weise, daß auf die beiden Schenkel des Dreiecks je fünf Läppchen kommen und auf jede Hälfte der Grundlinie drei. An die Läppchen der beiden Schenkel schließen sich dünne Fältchen (Fig. 13 *s*) an, welche als Frenula dienend über die innere Platte der präputiumartigen Duplikatur hinweg nach der Cutisspalte ziehen. Die Läppchen selbst aber sind nichts andres, als die freien Enden von kräftigen, den Vorraum nach seiner Länge durchziehenden und aus dessen Wandung sich erhebenden kantig zugeschnittenen Leisten (Fig. 22 bei *V.r*), welche auch dasselbe zottige Aussehen zeigen, wie jene. Die Leisten werden in ihrem Verlauf allmählich niedriger und gehen bei der in die Drüsenhöhle führenden inneren Mündung angekommen in die abgeflachten Streifen über, in welche, wie wir finden werden, die Wandfläche der Höhle durch eine entsprechende Anzahl von in sie eingeschnittenen Längsfurchen zerlegt wird.

---

[1] Die so auffällige und charakteristische Veränderung im ganzen Aussehen des Kloakenwulstes kann mit Leichtigkeit festgehalten werden, wenn man im geeigneten Moment — am besten kurz bevor das Absetzen eines Spermatophors zu erwarten wäre, mittels eines raschen Scherenschnittes den Kopf des Tierchens vom Leibe trennt und dieses sofort in die Konservierungsflüssigkeit bringt.

Um von dem Vorraum und von der Drüsenhöhle selbst, von ihren Raumverhältnissen im ganzen, wie von der eigenartigen Gestaltung der Wandflächen und der pilzförmigen Papille im besonderen ein richtiges und klares Bild zu gewinnen, bedarf es nicht der Herstellung von Schnittserien und mühseliger Rekonstruktion. Sie könnten für solchen Zweck nach meiner Meinung sogar nur weit mehr hinderlich und verwirrend, als förderlich sein. Dagegen können schon zwei einzelne durch die Masse des frischen oder besser des gut gehärteten Kloakenwulstes mit einiger Geschicklichkeit geführte Schnitte genügen, um bei einer angemessenen Lupenvergrößerung einen raschen und sicheren Überblick über die Verhältnisse im allgemeinen zu gewähren und auch eine detaillierte Untersuchung zu ermöglichen — ein Medianschnitt (Fig. 22), der die Richtung der Cutis- und der Drüsenspalte einhaltend die Kloakendrüse und ihren Hohlraum mitsamt der pilzförmigen Papille in zwei seitliche Hälften zerlegt und ein zirkulärer Schnitt (Fig. 14 und 15), der innerhalb der klaffenden Kloakendrüsenspalte einsetzend jederseits von der Mitte des bogenförmigen den weiten Zugang jeder Höhlenhälfte nach hinten begrenzenden Randes ausgeht und über den hinteren und den seitlichen Umfang des Kloakenwulstes hinweg nach dessen vorderem Ende geführt wird. Durch den letzteren Schnitt wird die Drüse in eine ventrale (Fig. 15) und eine dorsale Hälfte (Fig. 14) und auch die Höhle so geteilt, daß sie ungefähr halbiert wird, der Vorraum der Höhle aber der ventralen Hälfte zufällt. Bei der Führung des zirkulären Schnittes ist zunächst die pilzförmige Papille zu schonen (Fig. 16) und erst später auch sie zu entfernen (Fig. 14)[1].

Hierbei finden wir nun vor allem, daß die Form der Höhle (Fig. 17 und 22 und 14—16) nur ungefähr dem äußeren Umfang der Drüse entspricht, da die Stärke der Wandung keine gleichmäßige, sondern in den verschiedenen Partien eine verschiedene ist, wie sich aus den Abbildungen leicht ersehen läßt. Im ganzen aber ist die Höhle von rundlicher Form, zwischen ihrer ventralen und ihrer dorsalen Wandung flachgedrückt, nach vorn oval anlaufend, hinter der Mitte am breitesten und in ihrem hinteren durchschlitzten Umfang nicht unbeträchtlich eingezogen.

Für die übrige Darstellung der eigenartigen Verhältnisse gehen wir am zweckmäßigsten von der dorsalen Wandfläche der Höhle aus (Fig. 14). Auf ihr fallen nach Entfernung der pilzförmigen

---

[1] Außerdem erleichtert noch ein senkrechter Querschnitt (Fig. 17) das Verständnis. Klz.

Papille sofort in die Augen zwei seitlich und nach hinten gerückte Grubenpaare (Fig. 14 *v.Gr* und *h.Gr*) und die Hervorwölbung der zwischen den beiden vorderen Gruben gelegenen Mittelpartie (Fig. 14 *t*), zwei von der letzteren ausgehende und nach hinten auseinander weichende gerundete Wülste (Fig. 14 *S.W*), wie eine beträchtliche Anzahl von Furchen und die Art ihrer Verteilung über die Fläche.

Die Hervorwölbung der zwischen den beiden vorderen, tieferen und weiteren Gruben gelegenen Mittelpartie (Fig. 14 *t*) schließt unmittelbar an den Stiel der pilzförmigen Papille (Fig. 14 *P.st*) an und schickt nach hinten einen kleinen einem zungenförmigen Läppchen gleichenden Fortsatz (Fig. 14 *z*) aus, welcher noch etwas nach dem hier beginnenden dorsalen Anteil des medianen Drüsenschlitzes (Fig. 14 *o.Sp*) sich vorschiebt. Der zungenförmige Fortsatz aber geht, wie gleich hier bemerkt werden mag, nach rückwärts in ein rundliches in das Lumen des Kloakenrohres hinein vorspringendes Knötchen (Fig. 22 *Kn*) über und gehört mit letzterem der Masse der Kloakendrüse selbst an. Er stellt eine immer vorhandene und sehr charakteristische, keineswegs, wie M. Heidenhain[1] meint, eine »nur zufällige Bildung« dar.

Die beiden von der mittleren Hervorwölbung weiterhin ausgehenden gerundeten Wülste (Fig. 14 *S.W*) weichen schenkelförmig nach hinten auseinander und fallen so in das hintere Grubenpaar ab, während sie nach den Seiten als kantig zugeschnittene leistenförmige Vorsprünge sich fortsetzen. Diese letzteren biegen, zwischen den beiden Grubenpaaren sich hindurchziehend, in flachem Bogen ab, um auf die ventrale Wandung der Drüsenhöhle überzutreten und auf dieser in schräger Richtung nach vorn und einwärts verlaufend und dabei zu platten Streifen (Fig. 15 *S.pl*) verflachend nahe der dreieckigen inneren Mündung, welche von der Drüsenhöhle in den Vorraum führt, zugerundet zu enden. Die niederen und verhältnismäßig breiten Streifen sind auf der ventralen Wandfläche leicht und schon an dem glatteren Aussehen ihrer Oberfläche zu erkennen. Sie mögen weiterhin als die »Seitenplatten« bezeichnet werden.

Die Furchen der Wandung sind schmal, aber scharf eingeschnitten und in einer ganz bestimmten Anzahl und Anordnung über die Fläche verteilt. Nach vorn von dem vorderen Grubenpaar zählen wir 16 Furchen, acht (Fig. 14 *8 v.Fu*) für jede Seitenhälfte. Sie entspringen an oder nahe dem Stiel der pilzförmigen Papille und verlaufen leicht gebogen nach vorn und nach den Seiten, um so über die Seitenwandungen hinweg auf die ventrale Wandfläche der Drüsenhöhle und bis zu der inneren Mündung des Vorraumes zu gelangen (Fig. 15 *v.Fu'*). Hier gehen sie in die an Tiefe und Breite rasch zunehmenden Furchen über, welche der Wandung des Vorraumes entlang (Fig. 15 *Vr.Fu*) bis zu dessen äußerem Eingang ziehen und zwischen den Läppchen desselben ihr Ende finden. — Von dem innersten, der Mittellinie zunächst gelegenen Paar der dorsalen Furchen ist sehr häufig die eine nur unvollkommen entwickelt. Auch sonst kommen hin und wieder einzelne, doch bedeutungslose Unregelmäßigkeiten in der Anlage vor.

---

[1] a. a. O. in der Erklärung zu Abbildung 3 auf Tafel X, S. 267.

Sodann finden wir im Grund der vorderen seitlichen Gruben (Fig. 14 *v.Gr*) je fünf weitere Furchen, welche quer oder vielmehr etwas schräg nach den Seiten und nach hinten gerichtet parallel zueinander durch die Gruben hindurchziehen. Die zwei hintersten sind nur kurz und auf den Raum der Gruben beschränkt, die drei vorderen dagegen treten über die Seitenwandungen der Höhle hinweg auf die ventrale Wand über (Fig. 15 *Fu.v.Gr*) und endigen hier etwas nach vorn gezogen nahe den oben erwähnten Seitenplatten. Doch auch nach einwärts setzen sich die zuletzt genannten drei Furchen fort und zwar in der Weise, daß sie aus dem Grunde der Gruben heraus auf die beiden schenkelförmig gestellten gerundeten Wülste, in welche die mediane Hervorwölbung übergeht, sich hinaufschlagen, dann schmäler und flacher werdend jene in etwas schräger Richtung schneiden und seitlich von dem kleinen zungenförmigen Fortsatz ihr Ende finden (Fig. 14 *Fu. W*, Furchen der Wülste).

Schließlich treffen wir auf der dorsalen Wandfläche jederseits noch einmal fünf Furchen, welche aus dem hinteren Grubenpaar (Fig. 14 *h. Gr*), oder richtiger gesagt, aus dem dorsalen Anteil des geschlossenen, aber durch den zirkulären Schnitt halbierten Grundes der beiden Höhlenhälften ihren Anfang nehmen. Sie gelangen durch diesen hindurch sich nach hinten wendend auf die ventrale Wandung und auf letzterer in sehr eigentümlichem Verlauf wieder nach vorwärts (Fig. 15 *Fu.h.Gr*). Die am weitesten nach außen gerückte Furche jeder Seite ist die längste. Sie zieht in geschwungener Linie sich der ventralen Drüsenspalte nähernd einwärts von der Seitenplatte nach vorn und endet neben deren vorderem Ende, nachdem sie zuvor zwei kurze Nebenfurchen abgegeben hat, welche in querer Richtung die Grenze der Drüsenspalte (Fig. 15 *u.Sp*) erreichen. Nach dieser wenden sich die vier andern Furchen unmittelbar. Die medialen Enden der zwischen den Furchen gelegenen Streifen oder schmalen Felder aber, in welche die Wandfläche eben durch sie zerteilt wird, sind jene kleinen warzenförmigen Vorsprünge (Fig. 13 *q*, und 22 *g*), welche man bei der Eröffnung der Cutisspalte des Kloakenwulstes auf dem Grund der Kloakendrüsenspalte von beiden Seiten her in die letztere hineinragend zu sehen bekommen kann.

Noch ist die pilzförmige Papille[1] (*p.P* der Figuren, besonders Fig. 16 und 18) näher zu beschreiben, welche auf der Rückwand des Höhlenraumes unmittelbar aus der Masse der Kloakendrüse heraus sich erhebt. Sie besteht aus einem niederen aber kräftigen Stiel (*P.st* der Figuren) und aus einer auf diesem ruhenden und ihn nach allen Seiten überragenden dicklichen Platte, welche die Mitte der Höhle einnimmt und von deren Wandflächen nach allen Richtungen ungefähr den gleichen Abstand besitzt. Den Umriß der Platte vergleicht RATHKE[2] mit einer »in der Breite halbierten Ellipse, deren Bogen nach vorn hinsieht«. Dies kann ganz im allgemeinen für zutreffend gelten, nicht aber wenn RATHKE weiter angibt, daß die Platte »ganz eben« sei. Vielmehr zeigt sich diese, wenn die Papille in ruhendem Zustand sich befindet, nach der Bauchseite leicht gewölbt, in querer Richtung etwas stärker, als in der Längsrichtung. Dabei ist ihr vorderes stumpf zugespitztes Ende (Fig. 16 und 18 *v.E*) etwas nach rückwärts umgelegt, der gerundete hintere Rand aber flach ausgeschnitten und in seiner Mitte zu einer kleinen Spitze (Fig. 16 und 18 *h.Sp.*) hervorgezogen. Sodann finden wir immer zwei seichte, aber deutlich ausgesprochene Furchen (Fig. 16 *b*), welche zu beiden Seiten von dem vorderen Umfang der Platte nach dem hinteren herunterziehen und die ventrale Fläche jener in ihren vorderen drei Vierteln wie von einem schmalen Saume eingefaßt erscheinen lassen. In Wirklichkeit stellt dieser etwas zurückliegende Saum den überstehenden Seitenrand der in einer eigentümlichen Weise von vorn nach hinten anschwellenden dorsalen Hälfte der Platte dar. Da nun aber die letztere kürzer ist als die ventrale, so entsteht auch eine hintere schräge Fläche, die jedoch nicht einfach abgestutzt ist, sondern leicht gehöhlt und durch einen medianen kräftigen kammartigen Vorsprung (Fig. 18*K*) in zwei seitliche kleine Gruben (Fig. 18*gr*) geteilt. Der Kamm nimmt ventralwärts an Höhe ab und endet mit der kleinen medianen Spitze, welche wir an dem hinteren ausgeschweiften Umfange der ventralen Fläche gefunden haben, während sein dorsales Ende eine kleine leicht vertiefte Fläche trägt und mit dieser dem früher erwähnten zungenförmigen Läppchen, das von der medianen Hervorwölbung der dorsalen Wandung der Drüsenhöhle ausgeht, gerade gegenüber zu liegen kommt (Fig. 22 *k* und *t*).

---

[1] Die Bezeichnung ist auf DUVERNOY zurückzuführen, welcher die Gestalt des vermeintlichen Begattungsorgans mit einem »Champignon« oder auch einem »Clou vivé« verglichen hat. (G. L. DUVERNOY, Fragments sur les organes génito-urinaires des reptiles et leur produits. Paris 1848. p. 44.)

[2] H. RATHKE, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. Erste Abteilung. Über die Entstehung und Entwicklung der Geschlechtsteile bei den Urodelen. Danzig 1820. S. 82.

Die dorsale Hälfte der pilzförmigen Papille reicht mit ihrem hinteren Umfang nur bis in die vorderen Gruben des dorsalen Höhlenraumes (Fig. 16), die ventrale aber erstreckt sich bis in die hinteren Gruben, richtiger gesagt den nach hinten geschlossenen Grund der beiden Seitenhälften der Höhle hinein. Sie deckt dabei die vordere Hälfte des dorsalen Drüsenschlitzes.

Die im vorstehenden gegebene Beschreibung gilt, wie einleitend gesagt wurde, für die ruhende Papille. Diese erfährt aber sehr bemerkenswerte Veränderungen ihrer Gestalt, welche durch wechselnde, jedoch zweifellos in einer ganz bestimmten Weise aufeinander folgende Kontraktionszustände der Papille zustande kommen, wenn das Tierchen sich in geschlechtlicher Erregung befindet, während der langen Dauer des Vorspiels und dann wieder in dem Augenblick, in welchem zum Schluß das Absetzen des Samenträgers erfolgt[1]. Während der Dauer des Vorspiels zeigt sich das vordere Ende der Platte in Form einer kleinen dreiseitigen Pyramide nach der Bauchseite hervorgetrieben und in den Vorraum der Drüsenhöhle hineingedrängt (Fig. 13 *pP*), die Platte im übrigen von vorn nach hinten mehr oder weniger stark eingebogen. — Merkwürdiger noch und viel auffallender sind die Formen, welche man zu Gesicht bekommt, wenn das Tierchen in dem Moment getötet wird, in welchem es sich seines am Boden festgeklebten Samenträgers vollends entledigen will. Wir können dann (Fig. 19 u. 20) den Stiel merklich gestreckt finden, die Platte aber ganz bedeutend in der Quere zusammengezogen und ihren Saum oder vielmehr die Ränder ihrer dorsalen Hälfte (Fig. 19 u. 20 *R*) nach der ventralen Fläche herabgeschlagen — durch all das wird die Platte so verschmälert, daß sie seitlich den Umfang des gestreckten Stieles nicht mehr überragt. Weiterhin können dann noch die vordere Hälfte der so verschmälerten Platte und ihre hintere Hälfte fast klappenartig (Fig. 21 u. 21 *a*) aneinander gelegt sein, so daß sich uns nunmehr die ganze Platte auf die denkbar geringste Masse zusammengedrängt darstellt.

---

[1] Die Gestaltsveränderungen der Papille können mit Leichtigkeit festgehalten werden, wenn man das Tierchen in dem geeigneten Zeitpunkt tötet und sofort in die Konservierungsflüssigkeit bringt.

Der Durchschnitt des quer abgetrennten Stieles (Fig. 14 u. 18 *P.st*) zeigt nicht eine kreisförmige, sondern eine deutlich fünfeckige Figur mit Abrundung der Ecken.

Stiel und Platte der pilzförmigen Papille sind von weißlicher Farbe, die ventrale Fläche der Platte aber ist ausgezeichnet durch einen mittleren rundlichen schwarzen Flecken, von welchem aus das Pigment mehr oder weniger tief in die Masse der Papille einzudringen pflegt (Fig. 16 *pg*). Stiel und Platte sind von derber Konsistenz, während der Brunstzeit aber stark geschwellt, weicher und sehr blutreich, wie die ganze Kloakendrüse, dabei in sehr auffallender Weise kontraktil. Noch eine ziemliche Zeit lang nach dem Tode des Tierchens kann ein sehr lebhaftes wie undulierendes Zusammenziehen und Wiederausdehnen der Platte beobachtet und durch einen leichten Nadelstich meistens sofort hervorgerufen werden.

Noch ist übrig einiges über den Bau der Kloakendrüse nachzutragen. Die Drüse wird zusammengesetzt aus einer großen Menge von einzelnen dicht aneinander gedrängten Schläuchen (Fig. 16 *Kl.dr*), und zwar ziehen die sämtlichen Schläuche von dem äußeren Umfang der Drüsenmasse her, in welchen ihr blinder Anfang zu liegen kommt, in mehr oder weniger geschwungenem Verlauf nach der Drüsenhöhle und deren Vorraum hin, um auf deren Wandflächen auszumünden. Der die Gallertkugeln liefernde Anteil des einzelnen Drüsenschlauches, welcher von der Peripherie her zuerst leicht anschwillt und dann sich wieder verschmächtigt, nimmt die Hälfte bis zwei Drittel der ganzen Länge ein, der verengerte Ausführungsgang ein Drittel bis zur Hälfte.

Die Enden der Ausführungsgänge springen auf der Wandung der Drüsenhöhle ein Weniges über die Umgebung hervor und verleihen jener dadurch ein wie feingekörntes, oder doch nur ganz kurzzottiges Ansehen. Sie sind über die gesamte Wandfläche der Höhle ausgebreitet zu finden, nur die Seitenplatten (Fig. 15 *S.pl*) bleiben bis auf einen schmalen Randsaum, der noch damit besetzt ist, frei von ihnen und erscheinen infolgedessen fast glatt. In den Leisten des Vorraums werden die freien Enden der Ausführungsgänge beträchtlich länger als in der Höhle selbst, und sie verlängern sich noch weit mehr in den die äußere Mündung des Vorraums einschließenden Endläppchen, welche letztere eben dadurch ihr deutlich zottiges, man könnte fast sagen gefiedertes Aussehen erhalten.

Auch in der pilzförmigen Papille finden wir eine nicht unbeträchtliche Menge von Drüsenschläuchen. Sie nehmen von ihrer ventralen Fläche und deren seitlichem Umfang ihren Ursprung (Fig. 16) und kommen, gleichfalls nach mehr oder weniger geschwungenem Verlauf, allesamt im Umkreis des Stieles zur Ausmündung.

Der die Gallertkugeln liefernde Anteil des einzelnen Drüsenschlauches enthält während der Brunstzeit immer eine gewisse Anzahl von Gallertkugeln, welche eine hinter der andern zu liegen kommen und in ihrem Innern meist ganz deutlich den großen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen, wohl auch das wabenförmige Gefüge der übrigen Masse erkennen lassen[1]. Es war mir möglich, in einzelnen Schläuchen bis zu acht Gallertkugeln zu zählen, solche mitunter auch in den Ausführungsgängen beträchtlich in die Länge gestreckt aufzufinden. Der die Gallertkugeln liefernde Anteil des einzelnen Drüsenschlauches zeigt in seiner ganzen Ausdehnung eine einfache Lage kubischer Epithelzellen mit deutlichem Kern, welche aber dem Ausführungsgang sich nähernd allmählich verflachen. Der dünnhäutige Ausführungsgang weist gewöhnlich eine größere Anzahl von ringförmigen Einschnürungen auf und fällt in Serienschnitten, welche mittels Biondischer Flüssigkeit gefärbt wurden, durch seine bräunlichgelbe Färbung sofort scharf in die Augen. Er scheint durchaus aus einer zirkulären Lage glatter Muskulatur zu bestehen und ist an seiner Innenfläche von einer Schicht ganz platter kernhaltiger Epithelzellen überzogen, wie sich am deutlichsten auf Querschnitten erkennen läßt.

Die Drüse ist außerdem noch sehr reich an glatter Muskulatur, welche in Bündeln angeordnet unmittelbar unter dem Epithel der Drüsenhöhle zwei deutliche Lagen bildet, eine innere Lage, deren Bündel in konzentrische Kreise gelegt am Stiel der pilzförmigen Papille beginnen, und von da über die dorsale Wandfläche sich ausbreiten, und eine äußere, deren Bündel radiär nach dem Stiel hin gerichtet sind, und dann zum Teil unterhalb des Stieles nach der entgegengesetzten Seite hinübertreten, zum größeren Teil aber in die Masse der pilzförmigen Papille einbiegen, um in dieser fächerförmig und vielfach sich untereinander kreuzend und durchflechtend sich zu verbreiten.

---

[1] Von diesen Drüsen und Zellen findet sich keine besondere histologische Zeichnung. Klz.

Das Epithel der Drüsenhöhle und der pilzförmigen Papille ist ein Flimmerepithel, nur das Epithel der Seitenplatten bleibt flimmerlos.

Wollen wir, nachdem nun auch der Bau der Kloakendrüse besprochen ist, darauf zurückkommen, die Gestalt der Samenbecher und der Höhle der Kloakendrüse miteinander zu vergleichen, so würde es unnütz sein darüber viele Worte zu machen, da ja eine einfache Gegenüberstellung der Abbildungen (z. B. Fig. 1 und 14, oder Fig. 2 und 15) hinreicht, um die vollkommene Übereinstimmung der Formen erkennen zu lassen, — nur daß sich uns dort gewölbt und erhaben darstellt, was hier gehöhlt, gestielt und eingeschnitten ist, und umgekehrt. Doch mögen immerhin einige Bemerkungen am Platze sein.

Bei der Bildung des einzelnen Gallertbechers liefert, was wir als sicher anzunehmen haben, jeder der unzähligen Schläuche der Kloakendrüse je eine Gallertkugel. Die ganze Masse der ausgetriebenen und untereinander verklebenden Gallertkugeln aber erfüllt den Raum zwischen den Wandungen der Drüsenhöhle und ihres Vorraumes einerseits und der pilzförmigen Papille anderseits, wie leicht zu zeigen ist, wenn man das Tierchen tötet kurz bevor das Absetzen eines Spermatophors zu erwarten wäre, und den Inhalt der Höhle sofort untersucht, oder noch besser erst nachdem zuvor das getötete Tierchen in Weingeist oder Pikrinsäurelösung gebracht worden ist. Es ist dann deutlich auch schon in ihren einzelnen Teilen die charakteristische Becherform der innerhalb der Drüsenhöhle erhärteten Gallertmasse zu erkennen. Die Wandung der Drüsenhöhle und des Vorraumes mit ihren Wölbungen und Vertiefungen, mit ihren Falten und Einschnitten gibt, wie ich dies früher schon ausgesprochen habe, das Modell ab für die Außenfläche des Bechers, die pilzförmige Papille aber den Kern der Form für die glatte Höhlung des Kelches und seines Fußes.

Der Fuß wird in dem Vorraum der Drüsenhöhle gebildet zwischen der Wandung desselben und dem zu einer kleinen dreiseitigen Pyramide in den Vorraum hereingetriebenen vorderen Ende der pilzförmigen Papille, der Kelch in der Drüsenhöhle selbst zwischen ihren Wandflächen und der übrigen Masse der Papille, die vordere Hälfte[1] des Kelches im dorsalen Anteil der Höhle, seine hintere im ventralen. Die eingesenkten Falten, welche die Mündung des Kelches von den Seiten her begrenzen, entsprechen den von der medianen Hervorwölbung nach den Seitenwandungen sich wendenden gerundeten Wülsten, welche wir zwischen den beiden Grubenpaaren gefunden haben, und den beiden gehöhlten Flächen am hinteren Umfang der pilzförmigen Papille. Die eingebogene Spange aber, welche nach oben von dem mittleren Ausschnitt der vorderen Kelchwand die Seitenpartien der letzteren verbindet, kommt zustande zwischen der medianen Hervorwölbung der dorsalen Wandfläche der Höhle mit dem zungenförmigen Läppchen einerseits und der kleinen dorsalen Fläche des Kammes, und den seitlich an diese anschließenden, etwas vertieften Partien der Papille anderseits.

---

[1] Für die Bezeichnungen »vorn« und »hinten« ist bestimmend die Stellung des am Boden festgeklebten Samenbechers.

Was weiterhin die schmalen erhabenen Leisten betrifft, welche über die Außenwand des Bechers verlaufend, wesentlich zu dessen ganzem so eigentümlichen und zierlichen Aussehen beitragen, so wird es genügen, zur Vergleichung auf die in die Wandflächen der Drüsenhöhle wie des Vorraumes scharf eingeschnittenen Furchen hinzuweisen, welche wir genau in derselben charakteristischen Anordnung vorfinden, wie sie uns jene Leisten gezeigt haben. Das gleiche gilt für die mancherlei kleinen Abweichungen, welche hier vorkommen. — Für die unpaare Leiste aber, welche rapheartig längs der Mittellinie des lappenförmigen Mittelstücks der hinteren Kelchwand sich hinzieht, ist nicht eine einfache Furche vorhanden. Sie wird in dem schmalen Zwischenraum gebildet, den in der Tiefe des ventralen Kloakendrüsenschlitzes die von beiden Seiten her als kleine warzenförmige Erhabenheiten in den Schlitz hereinragenden medialen Enden jener sechs Streifen oder Felder zwischen sich lassen, in welche jede Seitenhälfte der durchschlitzten ventralen Wandfläche der Drüsenhöhle durch die entsprechende Anzahl von Furchen geteilt wird. Diese freien Enden der genannten Streifen können aber unmöglich so völlig übereinstimmend gebildet sein und so genau aneinanderpassen, daß sie zusammen eine ganz gleichmäßige und scharf gezogene Linie darstellen würden, und es erklärt sich damit auf sehr einfache Weise, wie es kommt, daß wir jene mediane Leiste des hinteren Kelchumfangs weniger deutlich ausgeprägt, als alle die übrigen Leisten des Kelches und immer etwas verbogen, ebenso daß wir die Nebenleisten, welche von ihr ausgehen, immer mehr oder weniger gegeneinander verschoben antreffen — eine Eigentümlichkeit, auf welche bei der Beschreibung der Samenbecher (S. 177) aufmerksam gemacht worden ist.

Noch ist übrig in betreff der Ausschnitte in den Wandungen des Kelches einige Worte beizufügen. Dem Ausschnitt in der Mitte der vorderen Kelchwand entspricht der Stiel der pilzförmigen Papille, dessen Querschnitt die sehr charakteristische Form eines Fünfecks mit Abrundung der Ecken zeigt, eine Form, die auf das deutlichste eben in jenem Ausschnitt der Kelchwand wieder zu erkennen ist. Den beiden seitlichen Ausschnitten der hinteren Kelchwand aber entsprechen die öfter genannten Seitenplatten, die einzigen Stellen auf der ganzen Wandfläche der Drüsenhöhle, in welcher keine Drüsenschläuche zur Ausmündung kommen: — Was schließlich noch die Mündung des Kelches mit ihrer Fortsetzung nach dem mittleren Ausschnitt der hinteren Kelchwand hin betrifft, so kommt diese im hinteren Anteil des Kloakendrüsenschlitzes zustande, in welchem die beiden Seitenhälften der Drüsenhöhle nicht unbeträchtlich auseinanderweichen von der Stelle her, an welcher wir auf der dorsalen Wandfläche das zungenförmige Läppchen ihrer medianen Hervorwölbung gefunden haben. Von seiten der pilzförmigen Papille ist es der kammartige Vorsprung ihrer hinteren Fläche, der sich in den Schlitz hineinlegend hierbei in Betracht kommt.

III. Das Absetzen der Samenträger.

In meinen früheren Mitteilungen hatte ich angegeben[1], daß das erste, was beim Absetzen des einzelnen Samenträgers beobachtet werden könne, das Hervortreten der Samenmasse sei, daß aber unmittelbar darauf und plötzlich das Männchen die Kloakenmündung auf das äußerste erweitere, um sofort auch den Gallertbecher herauszupressen und über die Samenmasse zu decken. Hieran glaubte ich noch festhalten zu dürfen, auch nachdem ich mich überzeugt hatte, daß der abgesetzte Samenbecher immer mit seinem Fuße am Boden festgeklebt angetroffen wird, indem ich annahm, daß der Becher die Samenmasse in der Mündung seines Kelches auffange und dann erst sich umdrehend auf den Fuß zu stehen komme.

Diese Annahme hat sich mir aber in der Folge als durchaus irrig erwiesen. In Wirklichkeit ist immer das erste, daß der Fuß des gallertigen Samenträgers an den Boden angeklebt wird, so wie ich dies bei all den andern Urodelen, die ich Gelegenheit hatte zu untersuchen, zuerst bei *Amblystoma mexicanum* und *Amblystoma mavortium*, dann bei *Pleurodeles Waltlii* und bei *Triton viridescens*, später auch bei *Triton torosus* und *Triton pyrrhogaster* in gleicher Weise beobachtet habe. Diesen Punkt zu berichtigen ist das Wichtigste.

---

[1] Berichtigung 1891 S. 740.

Doch habe ich noch einige weitere, wenn auch weniger bedeutende Ungenauigkeiten zu verbessern und Ergänzungen zu geben, und so scheint es mir zum Zweck eines leichteren Verständnisses das Angemessenste zu sein, wenn ich es unternehme hier den ganzen Vorgang des Absetzens der Spermatophoren noch einmal im Zusammenhang darzustellen und dabei unter teilweiser Wiederholung früherer Angaben die notwendigen berichtigenden und ergänzenden Bemerkungen einflechte.

Nachdem das Männchen während der ganzen mehr oder weniger langen Dauer des Vorspieles, auf dessen Schilderung ich nicht zurückkommen will, dem Weibchen gerade oder schräg gegenüber gestanden hat, wirft es sich, sobald das letztere sich anschickt den ersten Schritt gegen das Männchen hin zu machen, nach der entgegengesetzten Richtung herum, läßt sich platt auf den Boden nieder und kriecht von dem Weibchen weg, aber von diesem gefolgt, langsam vorwärts, wobei es in kurzen Zwischenräumen zwei oder drei Luftbläschen durch den Mund auszustoßen pflegt. In kurzer Entfernung hält es an und drückt die geöffnete Mündung des Vorraumes mit den sie einschließenden und jetzt kräftig nach außen hervorgetriebenen Endläppchen fest gegen den Boden, so das Herankommen des Weibchens erwartend. Das Weibchen stößt, bei dem Männchen angelangt, mit seiner Schnauze leicht gegen den über dem Kloakenwulst hakenförmig umgelegten Schwanz des letzteren, und alsbald klebt nun das Männchen den Fuß des Samenbechers fest, um unmittelbar darauf die milchweiße und wurmförmig sich hervordrängende Samenmasse durch den hinteren Winkel der Cutisspalte des Kloakenwulstes, in dessen nächster Nähe die Kloakenrinne ausläuft, hindurchtreten zu lassen. Aber auch nur einen Augenblick später, und wir sehen, wie das Männchen die bis dahin nur mäßig geöffnete Cutisspalte und eben damit auch den ventralen Anteil der Kloakendrüsenspalte plötzlich so weit als nur möglich auseinander reißt, wie dabei die Mündung nahezu kreisförmig wird und die Höhlenwandung tellerartig sich verflacht, die pilzförmige Papille aber auf die kleinste Masse zusammengezogen sich uns zeigt. Sofort hebt dann das Tierchen die Schwanzwurzel mit dem Kloakenwulst in die Höhe und dreht dabei den jetzt nicht mehr hakenförmig umgelegten, sondern nur noch unter einem rechten Winkel nach der Seite abgebogenen Schwanz in der Art, daß seine Flächen horizontal zu liegen kommen.

Mit dem Erheben des Kloakenwulstes finden wir den Gallertbecher freigegeben und in der charakteristischen Weise aufgerichtet, die stiftförmige Samenmasse aber, welche dabei wie zurückgezogen zu werden scheint, innerhalb der Mündung des Bechers und an die Spange angeheftet. — Nach dem wird die Spalte das Kloakenwulstes wieder geschlossen und die Sache ist für das eine Mal zu Ende, oder aber — und dies ist das Gewöhnliche — das Männchen kriecht von dem Weibchen gefolgt alsbald weiter und setzt einen zweiten und dritten, mitunter bis zu fünf, ja sechs Spermatophoren nacheinander ab.

Noch mag hierbei bemerkt werden, daß mitunter beobachtet werden kann, wie ein längere Zeit zurückgehaltenes und sehr brünstig gewordenes Weibchen in allzu großer Gier und Hast dem Männchen folgend dieses mit seiner Schnauze vorwärts schiebt und ihm nicht die erforderliche Zeit läßt, um den Fuß des Spermatophors fest genug anzukleben, so daß der Fuß beim Erheben der Schwanzwurzel vom Boden abreißt, wie das Männchen auch dann die Spalte des Kloakenwulstes aufreißt, aber nunmehr nicht imstande ist auch sofort des Samenbechers sich zu entledigen und die Spalte wieder zu schließen, sondern erst nach einiger Zeit und nicht ohne einige Mühe damit zurecht kommt.

Aus den Beobachtungen geht, um das Ergebnis kurz zusammenzufassen, mit Sicherheit hervor, daß das Erste das Festkleben des Fußes am Boden ist, daß aber auch fast gleichzeitig damit das Herauspressen der stiftförmigen Samenmasse durch die Kloakenrinne und die Spalte des Kloakenwulstes geschieht. Dann wird mit der plötzlichen äußersten Erweiterung des ventralen Kloakendrüsenschlitzes die Außenfläche des Gallertbechers von der Wandung des Vorraumes und der Drüsenhöhle abgelöst, ohne Zweifel auch die Samenmasse zu der Spange des Bechers hingeleitet, schließlich mit dem Erheben der Schwanzwurzel die dabei auf ihre kleinste Masse sich zusammendrängende pilzförmige Papille aus der Höhlung des Gallertbechers — und zwar durch den eben dem Stiel der Papille entsprechenden Ausschnitt in der vorderen Wand des Kelches hindurch — herausgezogen und damit der Becher freigegeben. Durch das Erheben der Schwanzwurzel wird aber auch noch bewirkt, daß der Kelch, welcher vorher horizontal in der Drüsenhöhle gelegen war, sich aufrichtet und der ursprünglich spitze Winkel, welchen Kelch und Fuß miteinander gebildet hatten, zu einem stumpfen wird.

Ich habe noch zu zeigen, wie leicht es ist den ganzen Vorgang der Übertragung des Samens von dem Männchen auf das Weibchen, den Eintritt der geschlechtlichen Erregung und das Vorspiel bis zu der mit dem Absetzen der Spermatophoren endenden Schlußszene bei dem Männchen und das Wegholen der Samenmasse von seiten des Weibchens zur Anschauung zu bringen, wie leicht es auch ist Spermatophoren sich in Menge zu verschaffen. Dazu notwendig ist einzig, daß man eine Anzahl von unbefruchteten brünstigen Weibchen zur Hand hat, — verwendbare Männchen finden sich ohne Schwierigkeit während der ganzen Dauer der Brunstzeit. Man kann Weibchen, welche abgelaicht haben, an einem frostfreien Ort überwintern und dann in dem folgenden Frühjahr, wenn sie von neuem brünstig geworden sind, zur Verwendung bringen. Viel leichter aber tut man, erst im Frühjahr, sobald die Tritonen ihre winterlichen Verstecke verlassen und das Wasser aufsuchen[1], sie frisch einzufangen, dann aber sofort die Geschlechter zu trennen und einige Wochen lang getrennt zu halten. Wenn man dann nach dieser Zeit ein Pärchen zusammenbringt, so wird man ohne weiteres schon in kurzem, mitunter schon nach wenigen Minuten, den ganzen Vorgang, wie er sich bei der Befruchtung abspielt, vor die Augen bekommen. Mit demselben Erfolg wird man während der nächsten 2 bis 3 Monate experimentieren, da die Brünstigkeit auch der isoliert gehaltenen Tiere sich bis zum Juni, auch Juli zu erhalten vermag.

Da nun, wenn man in der oben beschriebenen Weise verfährt, genau zu sehen ist, wie die Samenbecher abgesetzt werden, so ist es ein leichtes bei jedem einzelnen Mal das dem Männchen auf dem Fuße folgende Weibchen sachte beiseite zu schieben, so daß dieses an dem Samenträger vorbeipassieren muß, und nachdem das Männchen seine drei oder vier Spermatophoren abgegeben hat, diese zu sammeln, welche, so lange die milchweiße Samenmasse in der Mündung des Gallertbechers liegt, ohne alle Schwierigkeit aufgefunden werden können. Man löst die Samenbecher mittels eines kleinen Spatels oder eines Löffelchens von dem Boden des Aquariums ab und bringt sie in eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali, noch besser in wässrigen Alkohol oder in eine schwache Lösung von Pikrinsäure[2]. Besonders in letzterer erhalten sich die Gallertbecher vortrefflich und für lange Zeit.

Man kann auch, wenn man will, und wenn man die erforderliche

---

[1] In unserer Gegend findet man ganz gewöhnlich von der Mitte des März an *Triton taeniatus*, *Triton alpestris* und *Triton cristatus* im Wasser. Vereinzelt sind sie auch früher, schon zu Anfang des März, mitunter sogar schon in der zweiten Hälfte des Februar anzutreffen. — Den *Triton palmatus* haben wir nicht.

[2] Wohl auch in 2%iges Formol oder in Osmiumsäure. Klz.

Übung in dem Auffinden auch der leeren Gallertbecher erlangt hat, dem Weibchen gestatten, daß es die Samenmassen der einzelnen Spermatophoren sich holt, sie aber nachher dem Tierchen durch einfaches Abwischen von der Oberfläche des Kloakenwulstes wieder abnehmen, um so die Befruchtung zu verhindern, und zuletzt die am Boden noch festklebenden leeren Gallertbecher einsammeln[1].

Schließlich kann auch, besonders wenn man sich von der charakteristischen Stellung der angeklebten Samenbecher noch genauer zu überzeugen wünscht, das angegebene Verfahren in der Art abgeändert werden, daß man das Pärchen in einem Glas, dessen Boden mit kleinen flachen Kieseln belegt worden ist, und welches nicht mehr als etwa 20 cm Durchmesser zu haben braucht, zusammenbringt und hier das Männchen seine Spermatophoren absetzen läßt. Die Steinchen werden alsdann mit den auf ihnen haftenden Samenbechern vorsichtig aus dem Wasser genommen und zusammen mit den letzteren in die Konservierungsflüssigkeit gebracht.

Ob man in der einen oder der andern Weise verfährt, immer ist es möglich das Weibchen, da eine Befruchtung nicht zustande gekommen ist, nach kurzer Zeit von neuem zu verwenden und von einem zweiten und dritten Männchen weitere Spermatophoren zu erhalten. Es gelingt so leicht, schon von einer kleineren Anzahl von Tieren genügende und fast beliebig große Mengen von ihnen für die Untersuchung sich zu verschaffen.

Das einzelne Männchen, das zwei oder drei, in seltenen Fällen auch bis zu fünf, ja sechs Spermatophoren rasch nacheinander abgesetzt hat, braucht aber längere Zeit, bis es von neuem imstande ist weitere zu liefern. Wie viele Zeit dazu nötig ist, habe ich nicht versucht festzustellen. Es dürfte sich aber verlohnen hierauf einige größere Aufmerksamkeit zu verwenden, dabei würde möglicherweise auch noch Näheres über die Herkunft, über die Entstehung und Ausbildung der Gallertkugeln innerhalb der Schläuche der Kloakendrüse zu ermitteln sein, wenn man auch gerade zu diesem Zweck wahrscheinlich besser daran tun wird die Kloakendrüse eben schon früher, vor und im ersten Beginn des Brünstigwerdens der Tiere, zu untersuchen.

Über die Art und Weise, wie das Weibchen sich die Samenmasse holt, habe ich in meinen früheren Mitteilungen[2] berichtet. Ich will darauf im weiteren nicht zurückkommen, jedoch kurz noch einmal hervorheben, daß jenes die stiftförmige Samenmasse in oder doch nahe der festgeschlossenen Spalte seines Kloakenwulstes sich anhängen läßt und so aus dem Gallertbecher heraushebt, wobei also der letztere als Ganzes zurück und am Boden haften bleibt. Beifügen möchte ich aber auch noch zu einiger Vervollständigung einer meiner früheren Angaben, daß das Weibchen, wenn es sich die Samenmasse holen will, und wenn es behutsam über den Samenbecher hinwegschreitend mit seinem Kloakenwulst bei diesem angekommen ist, für einen Moment anhält und sich ein wenig erhebend und zurechttastend den Wulst von der Seite her in die muldenförmige Einsenkung, in deren Mitte die Mündung des Bechers mit der an der Spange angehefteten Samenmasse liegt, hineingleiten und sofort die Samenmasse sich anhängen läßt. Ist aber ein längere Zeit zurückgehaltenes Weibchen besonders brünstig geworden, so geschieht es leicht, daß es in zu großer Erregung zu gierig und hastig hinter dem Männchen her ist, und daß es dann mit einer oder der andern seiner vorderen oder hinteren Pfoten in den Samenbecher hineintappt, und daß so die Samenmasse an einer der Zehen hängen bleibt, oder daß dies Anhängen auch an irgend einer andern Stelle des Körpers, am Bauch oder an dem Schwanz, geschehen kann.

---

[1] Sie sind am leichtesten in hellem Sonnenlicht aufzufinden, wie ich früher schon angegeben habe, oder auch wenn man das Glas auf eine dunkle Unterlage stellt oder dagegen hält.

[2] a. a. O. S. 587 ff. und S. 737 ff.

Bemerkenswert mag hier aber auch noch sein, daß das Weibchen, wenn es in Erregung gerät, seinen sonst nur flach gewölbten Kloakenwulst in einer ganz auffälligen Weise hervortreibt und eine kürzere oder auch längere Zeit hervorgetrieben hält, wobei der Wulst von der Seite gesehen ein fast kegelförmiges Ansehen bekommt, seine Scheibe aber merklich die Seiten des fest zusammengezogenen Grundes überragt. In dem auffälligen Hervortreiben des Kloakenwulstes haben wir ein sicheres Anzeichen dafür, daß das Weibchen geneigt ist dem Männchen zu folgen und die von diesem zu erwartende Samenmasse zu holen.

Schließlich kann ich mir nicht versagen bei dieser Gelegenheit die Frage wenigstens zu streifen hinsichtlich der Möglichkeit einer künstlichen Befruchtung und durch diese einer Kreuzung zwischen zwei verschiedenen Tritonenarten. Es ist nicht schwierig die ganz frisch von einem Tritonenmännchen abgegebene und mittels einer Pincette aus dem Gallertbecher weggenommene Samenmasse an den Kloakenwulst eines Weibchens zu bringen und sich an diesem anhängen zu lassen. Ich habe dies wiederholt ausgeführt bei *Triton alpestris* und andern Arten, dann auch eben zum Zweck einer Kreuzung

Samenmasse von *Triton alpestris* an den Kloakenwulst eines Weibchens von *Triton taeniatus* oder von *Triton palmatus* gebracht, und umgekehrt. Die ersteren und auch die letzteren Versuche hatten den Erfolg, daß die Weibchen, welche vielleicht seit zwei Monaten isoliert gewesen waren und während dieser Zeit auch nicht ein einziges Ei abgegeben hatten, 12 bis 16 Stunden, nachdem ihnen die Samenmasse angeheftet worden war, mit dem Legen von Eiern begannen und meist eine beträchtliche Anzahl davon absetzten. Die Eier kamen auch zur Entwicklung, aber leider gingen mir gerade die ausgeschlüpften Larven der zweiten Versuchsreihe infolge von zufälligen unglücklichen Nebenumständen frühzeitig verloren, und es ist somit nicht bloß für die letztere, sondern für die Frage im ganzen das Ergebnis vorerst ein zweifelhaftes geblieben. Denn es muß an die Möglichkeit gedacht werden, daß die zu den Versuchen verwendeten Weibchen in ihrem Receptaculum seminis noch einen vom vorhergegangenen Jahr übrig gebliebenen Rest von Samenmasse beherbergt und mit diesem die Befruchtung der Eier zustande gebracht haben könnten, die den Weibchen künstlich zugeführte frische Samenmasse aber vielleicht nur den nächsten Anreiz zum Ablegen der Eier gegeben hätte!

IV. Die Bauchdrüse. Die Beckendrüse mit der Kloakenrinne und die Muskulatur der Schwanzwurzel.

Ich hätte mit dem Vorstehenden meine Mitteilungen schließen können, möchte aber doch nicht unterlassen, bei den engen Beziehungen, in welchen sie zu der ganzen Untersuchung stehen, noch einige Bemerkungen beizufügen über die beiden andern accessorischen Drüsen des Geschlechtsapparats, die Bauchdrüse und die Beckendrüse[1], über ihre anatomischen Verhältnisse und ihre mutmaßliche physiologische Bedeutung, wie über die Kloakenrinne und die den Urodelen eigentümliche Muskulatur der Schwanzwurzel.

---

[1] Die beiden dicht aneinander gelagerten Drüsen waren von RATHKE (a. a. O. S. 89 ff.) zusammengeworfen und als eine einzige Drüse, welche er »Beckendrüse« nannte, beschrieben worden. Erst DUVERNOY (a. a. O. S. 47 ff.) hat sie als zwei selbständige Drüsen erkannt und ihnen die Bezeichnungen einer »prostate abdominale« und einer »prostate pelvienne« gegeben. Unter Hinweisung hierauf wurde dann von M. HEIDENHAIN, der die Drüsen einer neuen Untersuchung unterwarf, die erstere »Bauchdrüse« und die letztere »Beckendrüse« im engeren Sinne genannt (a. a. O. S. 179). — Bezeichnungen, welche durchaus angemessen erscheinen.

1. Bauchdrüse.

Die Bauchdrüse (Fig. 23, 22 *Ba.dr*), welche der ventralen Bauchwandung unmittelbar aufliegt, ist nach ihrer Ausdehnung die ansehnlichste von den drei Drüsen. Sie ist, wie die Kloakendrüse, eine tubulöse Drüse und setzt sich zusammen aus kräftigen sehr langen Röhrchen, welche innerhalb des vorderen Anteils der beiden seitlichen Drüsenhälften in einer ganz außerordentlichen Weise durcheinander geschlängelt und verknäuelt sind, und so die plattenförmige Ausdehnung der Drüsenmasse bedingen, während sie sich in ihrem weiteren nach hinten gerichteten Verlauf mehr und mehr gestreckt darstellen.

Rathke[1] gibt an, daß die Drüsenröhrchen nicht blind zu endigen, sondern ganz vorn im Bogen ineinander überzugehen scheinen. Letzteres ist entschieden nicht der Fall und die blinde meist kolbig erweiterte Endigung des einzelnen Röhrchens gerade im vorderen Rand der Drüse am sichersten zu erkennen. Richtig aber ist, wenn Rathke angibt, daß die Drüsenkanäle nach hinten anastomosieren, »wenngleich nicht häufig«, wie er beifügt. Auch M. Heidenhain[2] sagt, daß »die Tubuli zum Teil sich verzweigen«. Ich selbst habe wiederholt gesehen, wie kurz vor dem Eintritt in die Beckenhöhle drei Ausführungsgänge der Drüse zu einem gemeinsamen Kanal zusammentraten.

Die Drüsenröhrchen der beiden Seitenhälften weichen in ihrem nach hinten gerichteten Verlauf zunächst seitlich auseinander und ordnen sich in zwei scharf voneinander getrennte Bündel zusammen. Diese wenden sich innerhalb des Beckenringes angekommen nach rückwärts und schlagen sich auf den dorsalen Umfang der Kloakendrüse hinüber, nehmen die Bündel der Ausführungsgänge der Beckendrüse zwischen sich und ziehen dem äußeren Rand der letzteren entlang in schräger Richtung herunter (Fig. 23 *Ba.dr'*), um schließlich hinter ihnen sich unmittelbar nebeneinander zu legen, und bald von neuem wieder stark gewunden und dicht ineinander verknäuelt die zwei früher[3] schon erwähnten Endwülstchen (Fig. 23 *E.W*) zu bilden. Diese Wülstchen sind an ihrer milchweißen Farbe leicht erkennbar und von der Nachbarschaft scharf abgegrenzt. Sie bleiben durch einen mittleren Schlitz deutlich voneinander getrennt und ragen über den hinteren Umfang der Kloakendrüse noch um ein Merkliches hinaus. Aus den medialen Rändern der Wülstchen austretend gehen sodann die Ausführungsgänge der Drüse, wie gleichfalls[1] schon angegeben worden ist, in frei hervorstehende, verhältnismäßig lange und kräftige, an ihrer Spitze geöffnete Endröhrchen — »die fadenförmigen Papillen« Leydigs — über (Fig. 23 *fd.P*). — Ein kleiner Teil der Ausführungsgänge erreicht übrigens die kleinen Endwülste nicht, sondern verläßt vorher die Bündel, um zur Seite abzubiegen und über den seitlichen Umfang der Kloakendrüse hinwegziehend auf deren ventraler Wölbung gleichfalls mit frei hervorspringenden Röhrchen zu enden (Fig. 13 *fd.P'*).

---

[1] a. a. O. S. 90.

[2] a. a. O. S. 197.

[3] S. 187.

Die Gesamtzahl der Endröhrchen mag 40 kaum überschreiten. Sie sind bei geschlossener Cutisspalte nach einwärts umgelegt nicht zu sehen, treten aber sich aufrichtend sofort zutage, sowie mit dem jedesmaligen Eintritt der geschlechtlichen Erregung die Spalte sich öffnet.

Über die Beschaffenheit des Sekrets kann ich ganz bestimmte Angaben nicht machen. Doch dürfte sicher sein, daß es sich nicht um eine dickschleimige, etwa dem Sekret der Beckendrüse ähnliche Masse handeln kann, da eine solche der unmittelbaren Beobachtung wohl nicht entgehen könnte. Anzunehmen ist, daß das Sekret ein dünnflüssiges mit sehr feinen Körnchen gemischtes sei, wie ich denn glaube, einigemal das Ausgestoßenwerden sehr kleiner, heller und glänzender Kügelchen gesehen zu haben. In Schnitten gehärteter Präparate findet man meist das Sekret nach der Mitte der Drüsengänge zusammengezogen als eine krümelig körnige, in Biondischer Flüssigkeit rötlichbraun sich färbende Masse.

Fast zweifellos dagegen scheint mir zu sein, daß das Sekret durch die wedelnden und schnellenden Bewegungen des hakenförmig umgelegten Schwanzes, welche das dem Weibchen gerade oder schräg gegenüberstehende Männchen während des langen dem Absetzen der Samenträger vorhergehenden Liebesspieles mit so großer Ausdauer auszuführen pflegt, von Zeit zu Zeit stoßweise der Schnauze des Weibchens zugetrieben wird. Die Masse des Sekrets selbst wird freilich im Wasser immer nur schwierig zu erkennen sein, aber es ist ein leichtes zu sehen, wie durch jene Bewegungen des Schwanzes das umgebende Wasser dem Körper des Männchens entlang gegen das Weibchen hingetrieben wird, besonders dann, wenn es durch feine in ihm schwebende Schmutzteilchen leicht getrübt ist.

---

[1] Vgl. S. 187.

So muß die Vermutung nahe liegen, daß das Sekret der Bauchdrüse einen zur Anreizung des Weibchens dienenden Riechstoff enthalte und es mag hierbei noch hervorgehoben werden, daß wir die eigentümlichen schnellenden Bewegungen des Schwanzes, welche das Männchen während des Vorspiels ausführt, in solcher Weise nur von den Tritonen kennen, daß aber auch die Bauchdrüse nur diesen zuzukommen, und den andern Urodelen zu fehlen scheint.

2. Beckendrüse.

Die Beckendrüse (Fig. 22 und 23 *Be.dr*), welche in zwei scharf getrennten seitlichen Hälften angelegt ist, liegt der dorsalen Fläche der Bauchdrüse auf und reicht mit ihren vorderen Enden bis oder auch über die halbe Höhe jener hinauf. Sie ist mit der Masse der Bauchdrüse innig verschmolzen, hebt sich aber mit ihren vorderen gewulsteten und gerundeten Enden doch deutlich von ihr ab.

Auch die Beckendrüse ist eine tubulöse Drüse. Die Drüsenschläuche sind einfach, unverästelt, und mehr oder weniger stark gewunden, ihre Ausführungsgänge mehr gestreckt. Nachdem sie das Becken (Fig. 23 *Be*) passiert haben, schlagen sich ihre beiderseitigen Bündel auf den dorsalen Umfang der Kloakendrüse hinüber, um in schräger Richtung über diesen herunterlaufend sich zu nähern und schließlich unmittelbar aneinander zu legen (Fig. 23 *Be.dr'*). Von der Stelle an, wo die Bündel nebeneinander zu liegen kommen, biegen dann die Ausführungsgänge ihre Endabschnitte ventralwärts winklig ab (Fig. 22 *Be.dr*) und münden zum großen Teil, wie schon von M. Heidenhain[1] gezeigt worden ist, mit eng zusammengezogenen Öffnungen auf dem Boden der Kloakenrinne (Fig. 22 *Kl.ri*) aus, wobei sie von den Seiten her nach der Mittellinie sich zusammendrängend einen leicht erhabenen Streifen (Fig. 24 *Kl.ri.m*) bilden, welcher vom Anfang der Rinne bis zu ihrem Ende reicht. Ein guter Teil der Ausführungsgänge mündet aber auch, wie ich beizufügen habe, in den Seitenwandungen der Rinne (Fig. 24 *Kl.ri*).

Das Sekret der Beckendrüse ist eine zähschleimige etwas grauliche Masse, welche man in beträchtlicher Menge ganz allmählich auf dem Boden der Kloakenrinne hervortreten sehen kann, besonders dann, wenn man das Männchen, kurz bevor das Absetzen eines Spermatophors zu erwarten gewesen wäre, getötet und die gespaltene Kloakendrüse nach den Seiten auseinandergelegt hat. In der zähen homogenen Grundmasse ist außer zahlreichen winzigen glänzenden Kügelchen nichts von geformten Elementen zu erkennen. In Methylenblau nimmt die ausgetretene Masse kaum eine Spur von Färbung an.

---

[1] a. a. O. S. 195 u. 196.

Was die physiologische Bedeutung des Sekrets der Beckendrüse betrifft, so wird man wohl kaum fehlgehen mit der Annahme, daß das Sekret sich mit der in die Kloakenrinne eintretenden Samenmasse mischend oder vielleicht diese auch nur umhüllend, wesentlich zum Zusammenhalten der Samenmasse beitragen, wahrscheinlich auch die Fähigkeit des geformten Samenstiftes bedingen mag, an der Spange des Gallertbechers anzukleben, sowie nachher an dem Kloakenwulst des Weibchens, aber auch wie oben und schon in meinen früheren Mitteilungen[1] gezeigt worden ist, an beliebigen andern Körperstellen des Weibchens, auch des Männchens und selbst an einem Holzstäbchen[2].

Die Beckendrüse ist außer bei den Tritonen auch bei *Salamandra* und bei *Amblystomum*[3] nachgewiesen und sie dürfte wohl allen Urodelen zukommen.

3. Kloakenrinne.

Noch ist die »Kloakenrinne«, von welcher in vorstehendem wiederholt die Rede gewesen ist, etwas näher in das Auge zu fassen. Ich verstehe darunter den durch den dorsalen Anteil des Kloakendrüsenschlitzes (Fig. 13, 14, 16 *o.Sp*) zu einer Rinne geöffneten Kanal (Fig. 22 und 24 *Kl.ri*), den wir in seiner hinteren Hälfte schon bei dem einfachen Auseinanderziehen der Cutisspalte, in seiner ganzen Länge aber, nach Abtragung der pilzförmigen Papille, in der Tiefe des Schlitzes (Fig. 14, 16, 13 *o.Sp*) vor uns sehen. Die Rinne liegt durchaus im Bereich der nach hinten ziehenden Ausführungsgänge der Beckendrüse und diese kommen auch allesamt in ihr zur Ausmündung. Aber auch Kot, Harn und Samenmasse müssen die Rinne passieren, und eben mit Rücksicht hierauf habe ich geglaubt, den aufgeschlitzten Kanal als »Kloakenrinne« bezeichnen zu sollen — eine Bezeichnung, welche mir passender zu sein scheint, als die von M. HEIDENHAIN[4] gewählte, der »Flimmerrinne«.

---

[1] a. a. O. S. 589 u. 739.

[2] Vgl. oben S. 181.

[3] Vgl. A. VON ZUR MÜHLEN, Untersuchungen über den Urogenitalapparat der Urodelen. Dorpat 1893. S. 35 u. 46.

[4] a. a. O. S. 189. Die Rinne war übrigens schon von RATHKE gekannt und als unmittelbare Fortsetzung des Darmes erkannt worden, wie aus der

Die Kloakenrinne schließt sich unmittelbar an den noch zu einer Röhre geschlossenen Kloakendarm (Fig. 22 und 24 *Kl.D*) an, dieser selbst aber ist nur kurz und findet schon in geringer Entfernung hinter den Einmündungsstellen der Harnblase (Fig. 22, 24, 25 *Hbl*) und der Harnsamengänge (Fig. 24 *S.g.m*) sein Ende. Seine ventrale Wandung (Fig. 25) schließt mit einem nach hinten offenen Bogen (Fig. 25 *E.bo*) ab, welcher eben durch die hier beginnende Durchschlitzung zustande kommt, und dessen Schenkel unter einem sehr spitzen Winkel anlaufend, an die medialen Flächen der gespaltenen Kloakendrüse sich ansetzen. Die dorsale Wandung (Fig. 24) aber wird durch zwei sehr charakteristische, ungefähr auf der gleichen Höhe gelegene, und rinnenförmig eingeschnittene Furchen (Fig. 24 *Gr.fu*) von der Kloakenrinne abgegrenzt. Die Furchen beginnen — eine für jede Seite — zunächst der Mittellinie und ziehen in fast querer Richtung nach den Seiten, um alsdann nach hinten abbiegend, gleichfalls auf die medialen Flächen der gespaltenen Kloakendrüse überzutreten, und auf diesen allmählich verflachend auszulaufen. Da wo die Furchen zunächst der Mittellinie zugerundet ihren Anfang nehmen, finden wir zwischen beiden einen rundlichen kleinen schwarzen Fleck, und an diesen nach beiden Seiten sich anschließend einen silberig glänzenden Pigmentstreif, welcher den hinteren Rand der Furchen umsäumt[1]. Die Furchen möchte ich, als bezeichnend für die Grenze zwischen dem Kloakendarm und der Kloakenrinne, die »Grenzfurchen« nennen[2]. Die Kloakenrinne (Fig. 24 *Kl.ri*) beginnt un-

---

Fig. 5 auf Taf. III seiner Abbildungen und der auf S. 107 gegebenen Erklärung (a. a. O.) hervorgeht. Immerhin bleibt es ein Verdienst Heidenhains, die Rinne von neuem aufgefunden und beschrieben, vor allem aber ihre Beziehung zu der Beckendrüse festgestellt zu haben.

[1] In Fig. 24 nicht erkennbar. Klz.

[2] Die Furchen finden sich auch bei *Salamandra* und *Proteus* und bilden hier den »gotischen Bogen«, von dem Rathke (a. a. O. S. 80 u. 81) spricht — ebenso bei *Amblystoma* und bei *Necturus*. Es ist anzunehmen, daß sie allen Urodelen eigen seien und zu vermuten, daß ihnen eine besondere Bedeutung bei dem Absetzen der Samenträger zukommen werde in dem Sinne, daß sie den Weg zu bilden haben, auf welchem die Samenmasse zu dem Samenträger geschafft wird. Dies könnte ich mir für die Tritonen im besonderen so denken, daß, wenn der Fuß am Boden festgeklebt ist und die Samenmasse durch die Kloakenrinne herausgepreßt wird, mit der unmittelbar darauf folgenden äußersten Erweiterung der Kloakendrüsenspalte und der tellerartigen Verflachung der Wandung der Drüsenhöhle jene Furchen von beiden Seiten her zu einem Röhrchen sich zusammenschließen, und daß dann mit dem Erheben der Schwanzwurzel die am vorderen Ende abgekneipte Samenmasse durch das Röhrchen hindurchgezogen und zu der Spange des Samenbechers hingeleitet wird. Dies

mittelbar hinter den letzteren und endet vor den Endwülstchen der Bauchdrüse. Sie ist, wie schon wiederholt gesagt ist, nach ihrer ganzen Ausdehnung im Grunde wie in den Seitenwänden eingeschlossen von den Ausführungsgängen der Beckendrüse, und ausgekleidet einzig durch eine einfache Schicht flimmernden Epithels.

4. Beckenmuskeln.

Es ist mir nunmehr noch übrig, einige Bemerkungen beizufügen in betreff der den Urodelen eigentümlichen Muskeln (Fig. 26), welche — bei den Salamandern und Tritonen je vier zu jeder Seite — von den vorderen Schwanzwirbeln zum Beckenring und zu den Oberschenkeln verlaufen, teils an der dorsalen Fläche der Kloakendrüse, teils mehr seitlich von ihr. Schon Rathke[1] hat sie eingehend behandelt. Daß aber, wie er anzunehmen geneigt ist, der hier in Betracht kommende kräftige und komplizierte Muskelapparat einfach »die Stelle eines Sphincters für die Kloake zu vertreten habe«, muß bei genauerer Betrachtung recht unwahrscheinlich werden, und es muß meines Erachtens die Annahme viel näher liegen, daß die Muskeln vor allem bei der Austreibung der Drüsensekrete und in besonderer Weise bei dem Absetzen der Spermatophoren in Funktion zu treten haben.

Zunächst mag das von Rathke als das vierte und oberste jener Muskeln aufgeführte Muskelpaar besprochen werden. Die Muskeln (Fig. 26 Nr. *4*) sind deutlich segmentiert und stellen, je aus drei von den drei vordersten Schwanzwirbeln entspringenden und durch schräg gerichtete Sehnenstreifen unter sich verschmelzenden Muskelpartien hervorgehend, die unmittelbare Fortsetzung der ventralen Schwanzmuskulatur dar. Sie scheinen auch meistenteils einfach mit dieser zusammengeworfen worden zu sein[2]. Während aber die übrigen der

---

letztere geschieht jedenfalls mit einer großen Sicherheit, wie ich denn unter den Hunderten von Malen, in welchen ich das Absetzen von Spermatophoren beobachten konnte, nicht ein einziges Mal gesehen habe, daß die Samenmasse an einer andern Stelle des Samenbechers als eben der Spange angeheftet worden wäre. Für die seltenen Fälle, in welchen ich (vgl. oben S. 182) die Samenmasse in dem Grunde des Samenbechers gefunden habe, möchte ich annehmen, daß diese eben gleich nach dem Absetzen des Samenträgers von der Spange abgefallen sein werde.

[1] a. a. O. S. 93 u. 94.

[2] Bei C. K. Hoffmann (Bronns Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig u. Heidelberg 1873—78) findet der Muskel keine Erwähnung. Auch spricht er ausdrücklich (S. 103) nur von drei den Urodelen eigentümlichen Muskeln.

Schwanzmuskulatur angehörenden Muskeln und noch die des vierten Schwanzwirbels[1], von den beiden Seiten herkommend, in der Mittellinie sich aneinanderlegen, ist dies bei jenen nicht mehr der Fall. Die Muskeln weichen vielmehr in ihrem von hinten nach vorn gerichteten Verlauf seitlich immer weiter auseinander und nehmen so von beiden Seiten her den hinteren Umfang der Kloakendrüse zwischen sich, dabei die hinteren Enden der drei übrigen vom Schwanz zum Becken und zu den Oberschenkeln verlaufenden Muskelpaare deckend. Die Muskeln sind, wo sie von den Wirbelkörpern ihren Ursprung nehmen, am stärksten und nehmen ventralwärts an Masse mehr und mehr ab, so daß sie zuletzt in einen fast scharfen Rand, der dabei leicht geschwungen sich darstellt, auslaufen und ihr Querschnitt keilförmig erscheint. Das vordere Ende des Muskels ist unter der Gelenkverbindung, welche sich zwischen der Rippe des Sacralwirbels und dem Os ileum befindet, angeheftet (Fig. 26 *O.il*). Die nach einwärts gekehrte Fläche des Muskels ist frei, die äußere dagegen in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Integument innig verwachsen[2].

Wenn wir uns nun erinnern, daß die Cutis gleichfalls längs der Insertionslinie der präputiumartigen Duplikatur fest mit der Kloakendrüse verwächst, im übrigen aber der ventralen Wölbung derselben nur ganz lose und leicht verschiebbar aufliegt, so wird sich aus der ganzen Anlage unschwer erklären lassen, wie durch die Kontraktion der eben genannten Muskeln die Cutis nach den beiden Seiten angespannt und die Duplikatur ihrer Spalte ausgeglichen werden muß, wie infolgedessen die Cutisspalte eben in der Form eines Ovals sich öffnet und innerhalb dieses Ovals die Mittelpartie der Kloakendrüsenwölbung mit dem Eingang in den Vorraum der Drüsenhöhle und nach hinten von ihm der spaltförmige Zugang zu der Höhle, ebenso die kleinen Wülstchen der Bauchdrüse mit ihren freien Endröhrchen offen zutage treten, sowie dies, wie wir gesehen haben, mit dem jedesmaligen Eintritt der geschlechtlichen Erregung geschieht und während der ganzen Dauer des Vorspiels zu beobachten ist, und die Abbildung (Fig. 13) uns zeigt.

---

[1] Rathke rechnet übrigens auch noch, wie aus seiner Beschreibung und der in Fig. 9 auf Taf. III gegebenen Abbildung hervorgeht, die ventralen Muskeln des vierten, fünften und sechsten Schwanzwirbels als zugehörig zu seinem »vierten und obersten Muskel«.

[2] Diese feste Verwachsung ist auch der Grund, warum eine glatte Präparation des Muskels nicht so einfach gelingt und dabei besonders die Segmentierung leicht übersehen werden kann.

Wahrscheinlich ist mir, daß durch dieselben Muskeln auch die schließliche äußerste Ausdehnung der Cutisspalte zustande gebracht wird, welche plötzlich einsetzend die weite Eröffnung und die tellerartige Verflachung der Wandung der Kloakendrüsenhöhle und damit die Ablösung des zuvor am Boden festgeklebten Samenbechers von der Wandfläche der Höhle und ihres Vorraums zur Folge hat. Nicht wahrscheinlich aber ist, daß dabei auch die beiden andern Muskelpaare beteiligt seien, welche von dem dritten und dem vierten Schwanzwirbel[1] entspringend zu den Oberschenkeln verlaufen, das eine Paar[2] (Fig. 26 Nr. *3*), indem es direkt zu dem Oberschenkelknochen geht, das andre[3] (Fig. 26 Nr. *2*), indem es in sehr bemerkenswerter Weise fast rechtwinklig an den kräftigen Musculus pubo-ischiotibialis (Fig. 26 *M.p.i.t*) sich ansetzt und mit diesem verschmilzt. Ich möchte vielmehr annehmen, daß durch die Aktion der eben genannten Muskeln vorzüglich das seitliche hakenförmige Umlegen des Schwanzes und dessen eigenartige wedelnde und schnellende Bewegungen zustande kommen, welche die männlichen Tritonen vom Beginn des Vorspiels bis zu seinem Ende mit so großer Lebhaftigkeit und Ausdauer auszuführen pflegen[4].

Das vierte Muskelpaar[5] (Fig. 26 Nr. *1*) endlich, welches vom vierten und fünften Schwanzwirbel in gerader Richtung zum hinteren Rand des Os ischii sich erstreckt, dürfte beim Absetzen der Spermatophoren zu funktionieren haben in der Art, daß es den fertig in der Kloakendrüsenhöhle liegenden Spermatophoren so weit hervorschiebt, daß der Fuß desselben am Boden festkleben kann.

Welche Funktion bei den weiblichen Tritonen den oben zuerst besprochenen Muskeln zukommen mag, wird nicht so leicht zu sagen sein. Bei *Amblystoma mexicanum* und *Amblystoma mavortium* ist ja freilich ohne alle Schwierigkeit zu beobachten, wie das Weibchen gleich mit dem Eintritt der geschlechtlichen Erregung die Cutis seines Kloakenwulstes nach den beiden Seiten auseinanderzieht und so die Kloakenspalte öffnet, und wie es sodann, um die Samenmasse sich zu holen, die Spitze des Spermatophors mit der auf ihr festsitzenden Samenmasse in die Kloakenhöhle selbst aufnimmt, und bei *Salamandra* wird der Vorgang ein ähnlicher sein. Für die genannten Schwanzlurche könnte also wohl angenommen werden, daß die Eröffnung der Kloakenspalte und der Kloakenhöhle auch beim weiblichen Geschlecht durch die Tätigkeit der genannten Muskeln der Schwanzwurzel geschieht. Bei den weiblichen Tritonen ist es aber eben ein andres und es findet bei ihnen, wie ich in meinen früheren Mitteilungen schon hervorgehoben habe und hier wiederholen muß, wenn sie die ganz lose an den Spermatophoren angehängte Samenmasse sich holen, eine Eröffnung der Kloakenspalte nicht statt. Die Spalte bleibt geschlossen und der Grund des Kloakenwulstes erscheint zusammengezogen und zwar so stark, daß die in ihrem ganzen Umfang nach den Seiten hervorgetriebene ventrale Wölbung einen überstehenden Rand bildet und ein Querschnitt durch den Wulst fast pilzförmig sich darstellt. Es ist aber auch zu bemerken, daß der Kloakenwulst der weiblichen Tritonen eine von dem der weiblichen Amblystomen völlig verschiedene Bildung zeigt, und so dürfte vielleicht eine genauere Untersuchung gerade dieser Verhältnisse Aufklärung bringen können.

---

[1] Nach C. K. Hoffmann (Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig u. Heidelberg 1873—1878. S. 153) vom vierten und fünften Schwanzwirbel.

[2] Bei Rathke als das dritte Muskelpaar aufgeführt, bei C. K. Hoffmann (a. a. O. S. 153) der Musculus caudali-femoralis.

[3] Bei Rathke das zweite Muskelpaar, bei C. K. Hoffmann (a. a. O. S. 150) der Musculus caudali-pubo-ischio-tibialis und von ihm für eine von dem vorhergenannten Muskel abgetrennte Portion erklärt.

[4] Wie aus dem ersten Entwurf hervorgeht, nahm Zeller ursprünglich an, daß die in Frage stehenden Muskeln bei der Fixierung der eigentümlich gespreizten Hinterbeine während der Spermatophorenabgabe funktionieren. Jacob.

[5] Bei Rathke als erstes und unterstes Paar genannt, bei C. K. Hoffmann (a. a. O. S. 151) der Musculus ischio-caudalis.

Die beiden Paare des Musculus caudali-femoralis und des Musculus caudali-pubo-ischio-tibialis mögen bei den weiblichen Tritonen, sowie bei den männlichen dasselbe hakenförmige seitliche Umlegen und die wedelnden Bewegungen des Schwanzes zustande bringen. Man kann diese, wie hierbei bemerkt sein mag, wenn auch in beschränkterer und etwas schwerfälliger Weise ausgeführt, gelegentlich gut beobachten, so besonders dann, wenn man ein sehr brünstiges und längere Zeit zurückgehaltenes Weibchen plötzlich mit einem Männchen zusammenbringt. Das Weibchen springt auf das Männchen zu, stellt sich vor demselben auf, legt den Schwanz nach der einen oder andern Seite um und fängt an zu wedeln — augenscheinlich, um so das Männchen anzureizen.

Das vierte Paar, der Musculus ischio-caudalis, endlich wird wohl bei dem Ablegen und Festkleben der Eier zu funktionieren haben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI und XII.

Fig. 1—4. Samenträger von *Triton alpestris.* Etwa 6fach vergrößert (natürliche Größe des Kelches samt Fuß 8,5 mm).

Fig. 1. Vordere Wand. *v.A*, großer, gerundet fünfseitiger Ausschnitt (vorderer Ausschnitt). Durch ihn hindurch sieht man von der hinteren Wand einen Teil des Mittelstücks *h.M* mit dessen Leisten und zwei Lappen; *Sp*, Spange; *Lp*, die oberen Lappen, der Hinterwand angehörig; *o.L*, die fünf oberen Leistenpaare der Vorderwand, quer verlaufend; *u.L*, die acht unteren Leistenpaare derselben, abwärts laufend; *F*, der Fuß, mit gelapptem und gefaltetem Saum.

Fig. 2. Hintere Wand. *h.m.A*, unpaarer mittlerer Ausschnitt derselben zwischen den beiden Lappen des Mittelstücks; man sieht durch ihn die Spange und den oberen Teil des vorderen Ausschnitts. *h.s.A*, langer seitlicher spaltartiger Ausschnitt jederseits, durch denselben hindurch sieht man von der Vorderwand einige Leisten und einen Teil des großen vorderen Ausschnitts *v.A* (im Text nicht angegeben), zu dem auch *h.m.A* führt; *Sp*, Spange; *F*, Fuß; *h.M*, Mittelstück der hinteren Kelchwand; *Lp*, die Lappen, in welche das Mittelstück oben sich teilt und ausläuft.

Fig. 2*a*. Mittelstück der Hinterwand, wie in Fig. 2, besonders dargestellt zur Bezeichnung der Leisten, oben in zwei Lappen auslaufend; *r*, mittlere rapheartige Längsleiste des Mittelstücks; *t*, äußere Randleisten des Mittelstücks, jederseits eine; Nr. *1* und *2*, die zwei unteren etwas gebogenen Paare der Nebenleisten; *3—5*, die drei oberen schräg aufsteigenden Paare der Nebenleisten nach oben in die lappenförmigen Seitenteile eintretend; *6*, oberstes kurzes weiteres (viertes) Paar von Nebenleisten.

Fig. 3. Seitenansicht. *V*, vorn; *H*, hinten; *F*, Fuß; *h.M*, Mittelstück der Hinterwand; *Lp*, die Lappen, in welche dasselbe oben ausläuft (s. o.); *h.s.A*, seitlicher (rechter) Ausschnitt der Hinterwand; *o.L*, obere Leisten der Seitenwand; *u.L*, untere Leisten derselben; *Sp*, Spange, punktiert, in der Durchsicht zu sehen. Die Linie unter Fig. 3 und 7 deutet die horizontale Unterlage an, auf welcher der Fuß aufsitzt.

Fig. 4. Ansicht von oben. *V*, vorn; *H*, hinten; *Sp*, Spange; *1—5*, Ansicht der fünf quergestellten Seitenleisten, deren zwei obere innere nur kurz sind; *Lp*, umgelegte Lappen der hinteren Kelchwand; *M*, muldenförmige Einsenkung zwischen den Lappen (*Lp*), den queren Seitenleisten und der Spange; *Ki*, glatte Innenfläche des Kelches, wovon *Ki'* der Hinterwand angehört; *h.s.A*, Seitenausschnitt der Hinterwand; *Dr*, dreieckige Kommunikation zwischen Hohlraum des Kelches und Fußes; *S*, Samenmasse, vorn an die Spange angeheftet, hinten und oben frei.

Fig. 5—7. Samenträger von *Triton taeniatus-palmatus.* Etwa 6fach vergrößert (natürliche Höhe des Kelches samt Fuß gegen 8 mm).

Fig. 5. Vordere Wand.

Fig. 6. Hintere Wand.

Fig. 7. Seitenansicht. Bezeichnungen wie Fig. 1—4. Durch den großen länglichen Ausschnitt *v.A* der Vorderwand sieht man wieder das Mittelstück der Hinterwand. *Z*, handgriffartiger seitlicher Zapfen; *y*, spornartige Verlängerung der Spange; *f.A* in Fig. 6 weiter Ausschnitt der Hinterwand unten, über dem Fuß (man sieht die Vorderwand daselbst mit ihren unteren Leisten durch). Einen kleinen Teil des Ausschnitts *f.A* der Hinterwand sieht man auch bei der Vorderansicht durch in Fig. 5.

Fig. 8. Samenträger von *Triton viridescens*. *F*, Fuß; *k*, kegelförmiger Aufsatz; *s*, Spitze.

Fig. 9—10. Samenträger von *Triton torosus*. Ebenfalls etwa 6fach vergrößert, natürliche Größe bis 10 mm.

Fig. 9. Vordere Wand (charakterisiert durch die flügelförmig aufgebauschte Faltung über dem Fuß).

Fig. 10. Seitenansicht; Becher stark nach vorn geneigt. *h.A*, kleiner (ovaler) Ausschnitt der Hinterwand; *v.A*, großer (sechseckiger) Ausschnitt der Vorderwand, durch den man den Ausschnitt *h.A* der Hinterwand in Fig. 9 hindurch sieht; *s.W*, Seitenwand; *u*, zweizinkiger Fortsatz derselben; *s*, krallenartig gekrümmte Spitze; *S*, Samenmasse; *L*, Längsleisten; *F*, Fuß; *flg*, flügelförmig ausgezogene Vorderwand (nach handschriftlichem Vermerk von E. Zeller sollte er noch mehr überhängen und bis auf den Boden reichen); *V*, vorn, *H*, hinten.

Fig. 11 u. 12. Samenträger von *Triton pyrrhogaster*. Größe und Bezeichnungen wie in Fig. 1—7.

Fig. 11. Vordere Wand.

Fig. 12. Hintere Wand. *F*, Fuß; *z*, seitlicher Vorsprung, entsprechend dem Zapfen von *Triton taeniatus*; *v.A*, großer, hier hoher, Ausschnitt der Vorderwand; *y*, spornartige Verlängerung der Spange, angedeutet; *L.o* u. *L.u*, obere und untere Leisten; *r*, rapheartige Längsleiste der Hinterwand; *n*, Nebenleisten derselben; *f.A*, großer unterer Ausschnitt der Hinterwand, über dem Fuß; man sieht die Vorderwand mit ihren Leisten durch, außer oben, in der Gegend des vorderen Ausschnitts; *i.s*, seitliche Einsenkung, angedeutet, vielleicht entsprechend den seitlichen Ausschnitten der andern Arten; *Lp*, Lappen der Hinterwand; *h.m.A*, oberer mittlerer, unpaarer Ausschnitt zwischen den zwei Lappen des Mittelstücks, in den Ausschnitt der Vorderwand oben übergehend.

Fig. 13. Ansicht des Kloakenwulstes und seiner bei geschlechtlicher Erregung mehr oder weniger offenen Spalte, von unten. Etwa 6fach vergrößert. *H.W*, Haut des Kloakenwulstes, in diesem Zustand mehr oder weniger glatt, mit vorstehenden Drüsenhöckern; *H.Sp*, die in diesem Zustand mehr oder weniger offene, ovale Hautspalte; *Kl.dr*, die hierbei hervortretende ventral gewölbte Fläche der Kloakendrüse; *h.m.E*, mittlere Einziehung am hinteren Ende der Kloakendrüse; *E.W*, Endwülstchen der Bauchdrüse; *fd.P*, die fadenförmigen Papillen an denselben, d. h. die röhrenförmigen Enden der Ausführungsgänge der Bauchdrüse; *fd.P'*, ebensolche, nach vorn und unten an der Kloakendrüse gelegen; *u.Sp*, untere, ventrale Spalte der Kloakendrüse; *V.r*, Vorraum oder vorderer erweiterter Teil dieser Spalte; *p.P*, die in dem Vorraum zutage tretende pilzförmige Papille; *p.P'*, dieselbe, mit ihrem hinteren Ende im hinteren erweiterten Teil der Spalte zutage tretend; *q*, warzenförmige Vorsprünge im engeren mittleren Teil der ventralen Spalte, als innere Endigungen der durch die Furchen der ventralen Wandung der Kloakendrüsenhöhle gebildeten Felder (vgl.

Fig. 15); *o.Sp*, oberer, dorsaler, Spalt oder Schlitz, von unten her sichtbar (vgl. Fig. 14); *L*, die zierlichen Furchen und Läppchen der Seitenwände des Vorraumes; *s*, Fältchen, als Frenula dienend, welche über die innere Platte der präputiumartigen Duplikatur in dieser Gegend des Vorraums nach der Cutisspalte ziehen; *Schw*, Schwanzwurzel; *H.F*, Basis des Hinterfußes; *V*, vorn; *H*, hinten.

Fig. 14. Obere (dorsale) Wand der Kloakendrüsenhöhle, eröffnet durch einen horizontalen Kreisschnitt durch den Kloakenwulst. Pilzförmige Papille entfernt. In der Drüsenmasse bildet diese obere Wand eine Wölbung, in dieser Lage (umgedreht) eine Konkavität (wie die Handfläche in der Pronation). *V*, vorn; *H*, hinten; *Kl.dr*, Kloakendrüse, horizontal durchschnitten, am Hinterende mit mittlerer Einbiegung; *H.W*, Haut des Kloakenwulstes; *E.W*, Endwülste der Bauchdrüse; *fd.P*, fadenförmige Papillen; *P.st*, Durchschnitt der Basis oder des Stieles der pilzförmigen Papille; *t*, Mittelteil der Oberwand oder mittlere Hervorwölbung; *z*, zungenförmiges Läppchen dahinter; *o.Sp*, oberer (dorsaler) Spalt oder Schlitz, vorn etwas erweitert, in dessen Grund die Kloakenrinne; *Sp.w*, die diesen Schlitz begrenzenden Wände; *S.W*, Seitenwülste oder Schenkel, von der mittleren Hervorwölbung *t* ausgehend, nach außen und abwärts ziehend und sich hier verflachend; *e*, kantiger innerer Abschnitt des Seitenwulstes; *F* u. *W*, die Furchen an der Basis der Schenkel; *v.Gr*, vordere seitliche (tiefere) Grube einer Seite, mit ihren fünf Furchen; *h.Gr*, hintere seitliche Grube der dorsalen Wand einer Seite, mit ihren fünf Furchen; sie hängt mit der *h.Gr* der ventralen Wand zusammen; *8v.F*, vordere Furchen, acht jederseits, an der dorsalen Wand.

Fig. 15. Untere (ventrale) Wand der Kloakendrüsenhöhle, durch denselben Kreisschnitt eröffnet wie in Fig. 14. *V*, vorn; *H*, hinten; *Kl.dr*, Kloakendrüse, horizontal durchschnitten; *H.W*, Haut des Kloakenwulstes, nur hinten angedeutet; *fd.P*, fadenförmige Papillen; *u.Sp*, untere, ventrale Spalte der Kloakendrüse, der ganzen Länge nach offen; *V.r.Fu*, Vorraum und vorderer erweiterter Teil derselben, in ihrem Seitenteil mit Furchen, Läppchen und Leisten; *v.Fu'*, die acht Furchen des vorderen Teiles der ventralen Wand, als Fortsetzungen derer der dorsalen Wand, und sich gegen innen in den Vorraum einsenkend; *Fu.v.Gr*, drei Furchen, von den fünf Furchen der vorderen Seitengruben der oberen Wand herkommend; *Fu.h.Gr*, die fünf Furchen und Leisten der hinteren Seitengruben, in der unteren (ventralen) Hälfte derselben gegen die ventrale Spalte hinziehend, dort warzenförmige Vorsprünge bildend (vgl. Fig. 13 *q*); *S.pl*, Seitenplatten, mit den »Seitenwülsten« der oberen Wand zusammenhängend, glatt, nur am Rand mit Drüsenöffnungen.

Fig. 16. Die Kloakendrüse und deren Höhle im horizontalen Kreisschnitt bei erhaltener pilzförmiger Papille, mit Andeutung der röhrigen Struktur der Drüse. Man sieht die dorsale Wandung der Höhle wie in Fig. 14, aber zum Teil von der pilzförmigen Papille verdeckt. Deren Ansicht von unten. *Kl.dr*, Kloakendrüse, dorsaler Teil, mit Drüsenschläuchen; *o.Sp*, obere Spalte mit der Kloakenrinne, nach hinten oben im Grunde der Drüsenhöhle liegend; *Kl.dr.H*, Kloakendrüsenhöhle, großenteils ausgefüllt von der pilzförmigen Papille, diese erscheint hier in der Ansicht von unten her; *u.Pl*, untere (ventrale) Platte der pilzförmigen Papille; *pg*, dunkles Pigment in der Mitte der unteren Fläche der Papille. Daselbst sieht man auch Drüsengänge; *v.E*, vorderes Ende der unteren Platte der Papille; *h.Sp*, hintere Spitze derselben; *b*, Außenrand der ventralen Platte der Papille; *o.Pl*, von unten sichtbarer seitlicher Teil der oberen Platte der Papille.

Fig. 17. Senkrechter Querschnitt des ganzen Tieres in der Gegend der Mitte des Kloakenwulstes. *O*, oben (dorsal); *U*, unten (ventral); *Kl.dr*, Kloakendrüse; *Kl.dr.H*, Kloakendrüsenhöhle; *u.Sp*, untere (ventrale) Spalte der Drüse; *p.P*, pilzförmige Papille; *St*, Papillenstiel; *D*, Kloakenrohr (Darm); *Be.dr*, Beckendrüse; *Ba.dr*, Bauchdrüse, die Ausführungsgänge derselben der Beckendrüse jederseits anliegend wie ein Saum; *o.S.M*, obere Seitenmuskeln, im Schnitt keilförmig erscheinend; *u.S.M*, unteres Seitenmuskelpaar, ebenso; *W.rb*, Wirbel; *Wrbb*, Wirbelbögen, dazwischen das Rückenmark; *Bl.g*, Blutgefäß (Aorta); *R.K*, Hautkamm am Rücken; *H.W*, Haut des Kloakenwulstes.

Fig. 18. Pilzförmige Papille, Ansicht von oben (Ansicht von unten in Fig. 16). *P.st*, Stiel der Papille, abgeschnitten; *o.Pl*, die obere (dorsale) Platte; *u.Pl*, die untere Platte, nur hinten sichtbar; *v.E*, vorderes Ende; *K*, kammartiger Vorsprung der abgeschrägten Hinterfläche der Papille, mit leichter Vertiefung, über welcher die mittlere Vorwölbung der dorsalen Drüsenwand (s. Fig. 14 und 22 *t*) liegt; *h.Sp*, hintere Spitze der ventralen Platte, von oben sichtbar; *gr*, seitliche Gruben der abgeschrägten Hinterfläche, zu beiden Seiten des Kammes.

Fig. 19. Pilzförmige Papille, im Zustand der geschlechtlichen Erregung in die Quere zusammengezogen, verschmälert, von unten gesehen. *V*, vorn; *H*, hinten; *P.st*, Papillenstiel, verflacht; *u.Pl*, untere Platte, pigmentiert; *R*, ventralwärts umgeschlagener Rand der dorsalen Platte.

Fig. 20. Ein ähnliches Stadium. Seitenansicht. *V*, vorn; *H*, hinten; *P.st*, Papillenstiel; *o.Pl*, obere Platte; *R*, deren umgeschlagener Rand; *u.Pl*, untere Platte, in der Mitte gefaltet; *v.Gr*, Andeutung der vorderen Grube der Kloakendrüsenhöhlenwand.

Fig. 21. Pilzförmige Papille mit einem Teil der Kloakendrüse, klappenartig zusammengeschlagen. Seitenansicht (Sagittalschnitt). *v.H*, vorderer Teil oder Hälfte der Papille gegen *h.H* den hinteren Teil klappenartig zusammengeschlagen; *Kl.dr*, Kloakendrüse, hinterer Teil; *Kn*, »Knötchen«, zackig nach oben vorspringender Teil der »mittleren Hervorwölbung« *t* (vgl. Fig. 22); *P.st*, Stiel der pilzförmigen Papille.

Fig. 21*a*. Ähnliche Ansicht, Zusammenklappung noch etwas stärker.

Fig. 22. Längsschnitt (Sagittalschnitt) durch die Mitte des Kloakenwulstes von *Triton alpestris*, etwa 10fach vergrößert. *V*, vorn; *H*, hinten; *H.W*, äußere Haut des Kloakenwulstes; *H.f*, präputiumartige Hautfalte (Duplikatur); *Kl.dr*, Kloakendrüse; *Kl.dr.H*, Kloakendrüsenhöhle, auf dem Schnitt wie mit einer Art Vorder- und Hinterhorn erscheinend; *V.r*, deren Vorraum vorn, mit den zottigen Läppchen und Leisten; *g*, warzenförmige Erhabenheiten am mittleren Teil der ventralen Wand der Kloakendrüsenhöhle (als Endigungen der bogenförmigen Leisten *L'* in Fig. 13 und 15); *p.P*, pilzförmige Papille mit vorderer und hinterer Spitze; *S.W*, der eine der beiden Seitenwülste oder Schenkel der oberen Wand, und zwar der linke, hinter der Schnittfläche etwas zurückliegende, wie in Fig. 14 *S.W* genauer zu erkennen ist; *Kl.ri*, Kloakenrinne (HEIDENHAINS »Flimmerrinne«). Bei diesem Schnitt ist nur die linke Wand zu sehen. In sie münden *Be.dr* die Drüsengänge der Beckendrüse; *Ba.dr*, Bauchdrüse, Endwülstchen; *Kl.D*, Kloake oder Kloakenröhre oder Kloakendarm; am hinteren Ende der eine Bogen der bogenförmigen »Grenzfurche« (s. u.), daselbst bemerkbar die Einmündung des einen Samenganges, in der Rückenwand der Kloake, und die der Harnblase an der unteren Wand; *H.bl*, Harnblase; *D*, Darm (Enddarm); *Be*, Becken (Symphyse) durchschnitten; *t*, mittlere Hervorwölbung der dorsalen

Drüsenwand mit dem zungenförmigen Läppchen, hinter und über der pilzförmigen Papille (vgl. Fig. 14 *t*); gerade darunter ist der Kamm der pilzförmigen Papille (Fig. 18 *K*); der Spalt zwischen *t* und *K* ist die Bildungsstätte der »Spange« des Samenträgers; *Kn*, Knötchen, der obere konvexe zackige Teil dieser »Hervorwölbung«, der gegen den Kloakenraum vorspringt.

Fig. 23. Bauch- und Beckendrüse und anliegende Teile von oben gesehen. *Ba.dr*, Bauchdrüse, mit den Drüsenschläuchen (angedeutet); *Ba.dr'*, hinterer Teil der Bauchdrüse mit den Ausführungsgängen; *E.W*, die Endwülstchen; *fd.P*, die fadenförmigen Papillen; *H.bl*, Harnblase; *Be*, Becken (Rückenteil) durchschnitten und auseinander gelegt; *Be.dr*, Beckendrüse mit ihren Drüsenschläuchen; *Be.dr'*, hinterer Teil derselben mit geraden Drüsenschläuchen, von beiden Seiten zusammenstoßend; *D*, Darm (Enddarm), vorn abgeschnitten; *Kl.dr*, Kloakendrüse, seitlich hervortretend, und von den accessorischen Drüsen (Bauch- und Beckendrüse), hier nicht bedeckt.

Fig. 24. Dorsale Wand des Enddarmes und der »Kloakenrinne«, mit den anliegenden Organen. Nach Präparaten von E. ZELLER, gezeichnet von L. KULL (ZELLER hat hierüber keine Zeichnung hinterlassen). Die Teile sind von unten her geöffnet und auseinander gelegt, etwa 4fach vergrößert. *E.D*, Enddarm, geöffnet; *Kl.D*, Kloake oder Kloakendarm, geöffnet; *Sa.g*, die beiden Samengänge, in der Bauchhöhle frei liegend; *S.g'*, dieselben, über der Wand des Enddarmes nach rück- und einwärts ziehend; *S.g.m*, die Mündungen der beiden Samengänge auf der dorsalen Wand des Enddarmes (Grenze zwischen Enddarm und Kloake); *H.bl*, ein Stück der Harnblase, nach der Seite geschlagen, in die ventrale Wand des Enddarmes mündend; *Ba.dr* und *Be.dr*, Bauch- und Beckendrüse, hier nicht deutlich voneinander zu trennen, nach beiden Seiten geschlagen; *Gr.fu*, die charakteristische bogenförmige »Grenzfurche« zwischen Kloake und Kloakenrinne; *Kl.ri.m*, Mittelstreifen der Decke der Kloakenrinne (HEIDENHAINS »Flimmerrinne«); daneben schräge Streifen an der Seitenwandung der Decke der Kloakenrinne (Ausdruck der Mündungen und Endröhrchen der Beckendrüse); *Kl.dr*, Kloakendrüse, durchschnitten und nach beiden Seiten auseinander gelegt, man sieht außen und vorn deren Wandung und Substanz, innen die eröffnete Kloakendrüsenhöhle mit ihren Furchen; *fd.P*, die fadenförmigen Papillen an den »Endwülsten«; *p.P*, die durchschnittene »pilzförmige Papille« der linken Seite, die der rechten Seite ist nicht gezeichnet.

Fig. 25. Ventrale Wand des Enddarmes, die Teile sind von oben her geöffnet und auseinander gelegt. Nach Präparaten von E. ZELLER, gezeichnet von L. KULL. *E.D*, Enddarm; *H.bl*, Harnblase, zur Seite geschlagen; *H.bl.m*, Mündung derselben auf der ventralen Wand des Enddarmes; Grenze zwischen Darm und Kloake; *Be*, Becken, durchtrennt und auseinander geschlagen; *F*, Hinterfuß des Tieres; *Ba.dr* + *Be.dr*, Bauch- und Beckendrüse, nicht voneinander getrennt, durchschnitten und nach beiden Seiten umgelegt; *E.bo*, Endbogen des Kloakendarmes; *Kl.dr*, Kloakendrüse, glatte Seitenflächen; *p.P*, pilzförmige Papille, dorsale Platte; *Kl.dr.h*, Kloakendrüsenhöhle; *E.W* + *fd.P*, Endwülste mit den fadenförmigen Papillen; *Ha*, Haut (Cutis) des Kloakenwulstes.

Fig. 26. Muskeln des Kloakenwulstes von *Salamandra maculata*, von der Seite gesehen (nach einer Zeichnung und einem Präparat von E. ZELLER). *I—IV*, erster bis vierter Schwanzwirbel. *4*, Muskel Nr. 4 nach RATHKE, segmentiert; von *1—3* Wirbel zum Gelenk zwischen Kreuz- und Darmbein *O.il*

verlaufend. Öffner der unteren Hautspalte des Kloakenwulstes bei Erregung, nach E. Zeller. *3*, Muskel Nr. 3 nach Rathke, M. caudali-femoralis nach Hoffmann, vom dritten bis vierten Schwanzwirbel direkt zum Oberschenkel ziehend. *2*, Muskel Nr. 2 nach Rathke, wie Nr. 3 vom dritten bis vierten Schwanzwirbel entspringend, dann fast rechtwinklig an den M. pubo-ischio-tibialis (*p.i.t*) sich ansetzend. Wirkung von *3* und *4* nach Zeller: Wedelnde Bewegung des Schwanzes beim geschlechtlichen Vorspiel. *1*, Muskel Nr. 1. unterstes Paar, nach Rathke, M. ischio-caudalis Hoffmann, geht vom vierten und fünften Schwanzwirbel zum hinteren Rand des Sitzbeins. Wirkung nach Zeller: Hervorschieben des Spermatophoren. *O.M*, Muskeln des Oberschenkels; *O.il*, Os ileum; *Be.dr*, Beckendrüse, zwischen den Muskeln zutage tretend; *Kl.dr*, Kloakendrüse, nach Entfernung der Haut; *Spl*, unterer Spalt derselben, im Profil eben noch sichtbar.

Vergleichende Regenerationsstudien[1].

Über die Regeneration der Polychäten Amphiglene mediterranea Leydig und Nerine cirratulus Delle Ch.

Von

Dr. Józef Nusbaum,
Professor an der Universität Lemberg.

Mit Tafel XIII—XVI und einer Figur im Text.

I. Einleitung.

In meinen (24, 25) zwei ersten Arbeiten, die ich unter dem allgemeinen Titel »Vergleichende Regenerationsstudien« im »Polnischen Archiv für biologische und medizinische Wissenschaften«, Bd. I und II, in deutscher und polnischer Sprache veröffentlicht habe, habe ich die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration der Enchyträiden näher dargestellt, einer Oligochätengruppe, die bisher noch von niemanden in dieser Hinsicht studiert worden ist.

Es ist merkwürdig, daß, während die verschiedenen Oligochäten in der letzten Zeit so vielfach in betreff der Regenerationsprozesse untersucht worden sind, man sich mit der so äußerst reichen und mannigfaltigen Polychätengruppe verhältnismäßig nur sehr wenig beschäftigt hat. Indem wir nämlich über die Regeneration der Oligochäten eine ganze Menge von neueren Untersuchungen besitzen, so z. B. von Miss H. RANDOLPH (30), FR. v. WAGNER (34), N. MAKAROW (18), H. FRIEDLÄNDER (7), H. RIEVEL (31), M. v. BOCK (3), P. HEPKE (10), K. HESCHELER (11), H. HAASE (9), GALLOVAY (8), E. KORSCHELT (16), O. RABES (29), M. ABEL (1), J. KROEHER (17), MORGAN (23), H. WETZEL (36), mir (24, 25), P. IWANOW (15), WINKLER (37), JANDA (14) u. a., kann man dagegen, was die Polychäten anbetrifft, nur sehr wenige histologische Arbeiten über die Regeneration dieser Anneliden, so von C. EMERY (6), C. PRUVOT (28), MALAQUIN (19) von etwas älteren, und von A. MICHEL (21) und E. SCHULTZ (33) von den neueren anführen.

---

[1] Vorläufige Mitteilung wurde im »Bulletin de l'Acad. d. Sciences de Cracovie« 1904 veröffentlicht.

Und doch bieten die Polychäten, sowohl infolge der großen Mannigfaltigkeit ihrer Organisation, wie auch der sehr ausgesprochenen Regenerationsfähigkeit, ein ungemein großes Interesse in dieser Hinsicht.

Weitere Untersuchungen über die Regeneration der verschiedenen Polychäten, ausgedehnte vergleichende Studien über dieses Thema sind deshalb äußerst wünschenswert und das um so mehr, als in vielen Hinsichten in den betreffenden Fragen große Meinungsverschiedenheiten herrschen, und daß in vielen wichtigen Punkten die Beobachtungen nicht im Einklang sind.

Während meines Aufenthalts im Winter 1904 an der Zoologischen Station in Neapel sammelte ich ein reiches Material, um die Regenerationsprozesse bei den Polychäten näher zu studieren. Ich hatte zur Verfügung verschiedene Arten, in größter Anzahl aber die folgenden Species: *Amphiglene mediterranea* Leydig, *Nerine cirratulus* Delle Ch., *Dasychone Lucullana* Delle Ch., *Nereis cultrifera* Gr., *Capitella capitata* Fabr., *Spio fuliginosus* Clap. und *Staurocephalus Rudolphi*. Von diesen Formen erwiesen sich als am meisten entsprechend zu Regenerationsuntersuchungen: *Amphiglene*, *Nerine* und *Capitella*, und zwar sowohl deshalb, weil sie am besten die Operation, d. h. den Verlust der hinteren oder vorderen Körpersegmente, ertragen, und größtenteils gut am Leben sich erhalten, was besonders auf die *Amphiglene* sich bezieht, bei welcher nur in seltenen Fällen die operierten Individuen zugrunde gingen, wie auch deshalb, weil bei diesen Species der Regenerationsprozeß verhältnismäßig am schnellsten vor sich geht. *Dasychone* regeneriert sich sehr langsam; wenn bei *Amphiglene* und *Nerine*, die ich gleichzeitig mit *Dasychone* operiert habe, schon sehr schön entwickelte Regenerationskegel vorhanden waren, z. B. bei *Amphiglene* am 10. Tage, bei *Nerine* am 20. Tage nach der Operation, waren dieselben bei *Dasychone* erst kaum entwickelt, klein und unansehnlich. *Nereis cultrifera* und *Spio fuliginosus* gehen in sehr großer Anzahl nach der Operation zugrunde; außerdem lösen sich bei diesen Würmern, nachdem sie schon operiert waren, immer noch viele Körpersegmente ab; es kommt das so häufig vor, daß es sehr schwer zu kontrollieren ist, von welcher Zeit an der Wurm selbständig Körpersegmente (hintere) abzuwerfen aufhört und somit, wann der eigentliche Regenerationsprozeß beginnt. — In der vorliegenden Arbeit werde ich deshalb nur die Resultate mitteilen, welche ich bei der Regeneration der *Amphiglene mediterranea* und *Nerine cirratulus* erhalten habe. Die Regenerationsprozesse bei *Capitella capitata* hat mein Schüler Herr S. Czerski, mit welchem ich in Neapel weilte, näher untersucht und er wird später in einer selbständigen Arbeit die betreffenden Resultate mitteilen.

Die operierten Individuen habe ich in flachen Glasgefäßen, mit Glasplatten bedeckt, in Meerwasser gehalten, wo von Zeit zu Zeit kleine Stückchen von ganz frischer Ulva hineingelegt wurden; das Wasser wurde einmal täglich gewechselt. So konnte ich mehr als zwei Monate die operierten Individuen am Leben erhalten, wobei die toten Exemplare sorgfältig bald herausgenommen werden mußten, um die massenhafte Entwicklung von schädlichen Mikroorganismen und Schimmel nicht zuzulassen.

II. Der Verschluß der Wunde am Hinterende des Körpers und die Regeneration des Hinterdarmes.

Bei sehr zahlreichen Exemplaren von *Amphiglene* wurde eine Anzahl hinterer Körpersegmente, und zwar 10 bis 15, abgeschnitten und bei allen, mit Ausnahme von sehr wenigen, die zugrunde gingen, regenerierte sich der abgetragene Körperabschnitt. Eine viel größere Zahl von operierten Individuen ging zugrunde bei *Nerine*, und zwar deshalb, weil viele Exemplare, die operiert wurden, kleine Körperabschnitte, die aus zwei bis drei oder noch mehr Segmenten bestanden, noch während mehrerer Tage selbständig abwarfen; die Wunde blieb hier deshalb viel länger offen und es erschienen öfters Fäulnisprozesse, die zum Untergange der operierten Individuen führten. Die operierten Amphiglenen dagegen werfen niemals selbständig Körpersegmente ab, und der Verschluß der Wunde kommt hier schnell zustande. Die Amphiglenen stellen also überhaupt ein ausgezeichnetes Objekt für Regenerationsstudien dar. Die erwähnte große Widerstandsfähigkeit der Amphiglenen schreibe ich in großem Maße dem Umstande zu, daß die operierten Individuen sehr wenig sich bewegen; schon einige Stunden nach der Operation bilden sie sich ihre gewöhnliche Cuticularhülle und bleiben in derselben ganz ruhig liegen, an Ulvastückchen oder an die Wände des Gefäßes angeheftet, während bei den weniger sedentären Arten, wie z. B. bei der *Nerine*, infolge lebhafter Bewegungen und energischer Körperkontraktionen der definitive Wundverschluß erschwert wird.

Der Wundverschluß beginnt damit, daß, nachdem sich die Wundöffnung infolge einer Kontraktion der zirkulären Muskelfasern verengt, der durchschnittene Darm nach außen hinausragt, und der herausgetretene Teil desselben einer Umstülpung unterliegt, so daß die innere Fläche des Darmepithels nach außen gerichtet wird. Die

Ränder der umgestülpten Darmwand verbreiten sich in der Richtung gegen die Ränder der Körperwand, da aber die durch diese letztere begrenzte Öffnung, wie erwähnt, gleichzeitig sich verengt, bleibt nur ein sehr enger, kreisförmiger Schlitz zwischen der Darmwand und der Körperwand übrig.

Diese Reaktion des Organismus tritt sehr früh und rasch hervor, denn schon 3—6 Stunden nach der Operation ist die Leibeshöhle des durchschnittenen Wurmes auf diese Weise fast geschlossen und steht nur mittels des erwähnten, kreisförmigen Schlitzes mit der Außenwelt in Kommunikation. Der Schlitz selbst wird nun teilweise in den ersten Stunden des Reparationsprozesses dadurch geschlossen, daß ein Teil der durchschnittenen Muskelfasern und viele Leucocyten in demselben sich ansammeln und teilweise auch nach außen heraustreten, um hier eine Art Pfropf zu bilden. Zur Bildung dieses letzteren tragen auch Geschlechtselemente bei und zwar besonders aus den durchgeschnittenen Hoden; diese heraustretenden Elemente sammeln sich hier ohne Zweifel auf einem ganz passiven Weg, denn sie werden infolge des durch die Verengung der durchschnittenen Körperwand erfolgten Druckes nach außen etwas herausgepreßt. Dieses Heraustreten des Leibeshöhleninhalts durch den erwähnten Schlitz kann man sehr gut an ganz frischen und lebenden Objekten, und zwar einige Stunden nach der erfolgten Operation, beobachten.

Wenn man bei schwachen Vergrößerungen die operierten Individuen in Uhrschälchen mit Meerwasser betrachtet, sieht man, daß die durch den Schlitz herausgetretene Masse eine Art kreisförmigen Pfropfes zwischen dem durchschnittenen Darm und der Körperwand bildet.

In Fig. 1—3 sind drei horizontale Schnitte von dem Hinterteil eines *Amphiglene*-Körpers, aus derselben Serie, 6 Stunden nach der Operation dargestellt. Am Schnitt Fig. 1 sieht man die Öffnung des Darmes und die umgestülpte Darmwand (*En*) auf der freien Fläche mit Cilien bedeckt. Zwischen den verdünnten Rändern dieser umgestülpten Darmwandabteilung und denjenigen der Körperwand ist eine Öffnung (*s*) sichtbar, die teilweise durch Leucocyten, Geschlechtselemente und Muskelstückchen verschlossen ist.

In Fig. 2 ist von der Darmwand nur der umgestülpte Abschnitt zu sehen und zwar in Gestalt eines inmitten vertieften Schildchens. In Fig. 3 (Schnitt von einer mehr ventralen Partie desselben Wurmkörpers) hängt der geschlossene Darm mit dem Hautmuskelschlauch zusammen, wobei die Peritonealschicht des Darmes in diejenige der

Körperwand übergeht. Aus der Schnittserie geht hervor, daß der nach außen umgestülpte Darmabschnitt ein kreisrundes, mit Cilien dicht besetztes, in der Mitte mit der Analöffnung versehenes Schildchen bildet. An den Abbildungen Fig. 1—3 sieht man auch, daß die Körperwand an der Wundfläche stark zusammengezogen ist, wie erwähnt, infolge einer Kontraktion der zirkulären Muskelfasern.

Es ist bemerkenswert, daß sich anfangs dieses entodermale Schildchen vergrößert, indem es an den Rändern weiter wächst, so daß 1—3 Tage nach der Operation der weitgrößte Teil der hinteren Körperwand, also der primären Wundfläche, von diesem entodermalen, cilientragenden Epithel bedeckt ist, in welchem gewöhnlich zwei Abschnitte unterschieden werden können: ein zentraler, der aus höheren Zellen besteht, und ein peripherer, welcher durch das Weiterwachsen der Ränder des Schildchens entstanden und aus einem mehr abgeplatteten Epithel gebildet ist. Solche zwei Abschnitte sieht man in Fig. 4, wo der zentrale Abschnitt aus hohen, zylindrischen Epithelzellen, der periphere aus einem viel niedrigeren, zum Teil schon abgeplatteten Epithel besteht. An diesem letzteren werden die Cilien zuerst rückgebildet, während sie sich im zentralen Teile, besonders aber in der Umgebung der Analöffnung länger erhalten (vgl. die Fig. 4).

Die Grenze zwischen dem entodermalen und ectodermalen Abschnitte der auf diese Weise gebildeten, hinteren Körperwand ist dadurch leicht zu unterscheiden, daß der entodermale Teil eine viel intensivere Färbung zeigt, als derjenige, welcher vom Ectoderm stammt, wobei das Zellenplasma in dem ersteren mehr körnig ist, in dem letzteren dagegen heller und homogener erscheint.

Der ringförmige Schlitz zwischen beiden Teilen schließt sich allmählich, erstens dadurch, daß die entodermalen Ränder des erwähnten Schildchens, wie erwähnt, gegen die Peripherie wachsen, und zweitens infolge des Wachstums der Körperepithelränder in zentraler Richtung, wobei sich zuerst eine intermediäre Schicht von etwas abgeplatteten und zum Teil lose nebeneinander liegenden Epithelzellen (Ectoderm) bildet, welche sich an der Grenze zwischen dem neugebildeten entodermalen Abschnitt der Wundfläche und dem intakten Körperepithel einschiebt.

Bei *Nerine cirratulus* erfolgt das Zusammenwachsen des durchschnittenen Darmes mit dem Körperepithel dadurch, daß sich die Epithelzellen des Darmes am Wundrande sozusagen verschieben; sie platten sich ab, stellen sich mit den langen Achsen parallel der langen Achse des Darmes ein, und schieben sich zum Teil aufeinander, so daß eine provisorische Verdickung am freien Darmrande sich bildet, welche mit den freien Rändern des Körperepithels (Hautepithels) innig zusammenwächst, wobei auch eine Anzahl von Peritonealzellen des Darmes am Wundrande sich ansammelt und zur Schließung des Schlitzes beiträgt. Ob diese Zellen definitiv hier bleiben, oder ob sie später durch die entodermalen Elemente des Darmepithels verdrängt werden, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; es scheint mir aber die letzte Annahme wahrscheinlicher zu sein.

Was für eine Bedeutung — fragen wir — hat dieses entodermale, mit Cilien bedeckte Schildchen an der freien Oberfläche des hinteren Körperendes? Da eine solche Bildung stets entsteht, möchten wir in demselben eine gewisse physiologische Anpassung erblicken. Ich meine, daß für eine rasche Heilung der Wunde und überhaupt für das Gedeihen des Regenerates von Vorteil ist, daß die Wundfläche mit Cilien sich bedeckt, welche, indem sie sich lebhaft bewegen, einen Wasserstrom bedingen und, da unmittelbar unter die Wunddecke Blutgefäße herankommen, auch einen energischen Gasaustausch veranlassen. Es ist dies außerdem nützlich für die definitive Entfernung der obenerwähnten, aus dem Schlitze nach außen herausgetretenen Elemente, die zur provisorischen Verschließung des Schlitzes beigetragen haben und somit auch zur Vorbeugung allenfallsiger Fäulnisprozesse am Wundrand.

Nach einiger Zeit stülpt sich das cilientragende Schildchen ein, so daß sich die Entodermdecke nicht mehr an der Oberfläche findet. Die Einstülpung erfolgt so, daß eine ringförmige Vertiefung an der Grenze zwischen dem entodermalen und ectodermalen Abschnitt der Wundfläche entsteht, wobei nicht nur ein Teil des Entoderms, sondern auch ein Teil des Ectoderms sich vertieft, während die mittlere Partie des entodermalen Schildchens, wo die primäre Analöffnung sich befindet, als ein kleiner Kegel nach außen hervorragt. Man erhält also an Querschnitten zwei Ringe, einen äußeren, der von außen vom Ectoderm, von innen vom Ectoderm (an den ganz hinteren Schnitten) oder vom bewimperten Entoderm (an den mehr vorderen Schnitten) begrenzt ist, und einen inneren, der sowohl von außen, wie auch von innen vom wimpertragenden Entoderm gebildet ist und der den erwähnten, quer durchschnittenen Kegel darstellt.

Es sei noch bemerkt, daß die oben erwähnte Einstülpung an der Dorsalseite tiefer ist, als ventral, so daß hier ein größerer Teil des Ectoderms miteingestülpt wird, während ventral ein viel kleinerer

Teil desselben sich vertieft, und in einigen Fällen sogar keiner Einstülpung unterliegt. Im allgemeinen ist deshalb die ringförmige Furche in der Richtung von oben (dorsal) nach unten (ventral) immer flacher. Infolge der obengenannten Einfaltung liegt jetzt die primäre Analöffnung etwas tiefer als anfangs, während die definitive, vom äußeren Ring, vom Ectoderm also begrenzte Analöffnung mehr oberflächlich liegt und einen größeren Durchmesser besitzt. In dem Maße als der Regenerationsprozeß fortschreitet, verschwindet der obenerwähnte, zentrale, entodermale Kegel samt der primären Analöffnung und es erfolgt eine Ausgleichung der Hinterdarmwand. Der, der definitiven Afteröffnung unmittelbar angeschlossene Hinterdarmabschnitt ist auf diese Weise ectodermaler Herkunft.

In dieser Hinsicht stehen meine Beobachtungen nicht mit denjenigen von E. SCHULTZ im Einklang, nach welchem die primäre, aus dem Zusammenwachsen des durchschnittenen Darmes mit dem Ectoderm hervorgegangene Analöffnung als eine definitive Afteröffnung gelten soll und somit die ganze, bis zum After reichende Rectumwand als entodermaler Herkunft angesehen werden muß. Ich vermute, daß möglicherweise SCHULTZ diese kleine, obengenannte, ectodermale Einstülpung übersehen hat, oder daß vielleicht bei den von diesem Forscher untersuchten Formen die Verhältnisse wirklich etwas anders sind, als bei der *Amphiglene* und *Nerine*.

Die oben beschriebenen Verhältnisse illustriert sehr deutlich die Fig. 7, welche einen Horizontalschnitt durch den Hinterteil einer sich regenerierenden *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation darstellt (der Schnitt ist ein wenig schief). Man sieht hier die Einfaltung des Ectoderms, und da der Schnitt, wie erwähnt, etwas schief ausgefallen ist, namentlich links näher der Dorsalseite, als rechts, ist diese Ectodermeinfaltung an der linken Seite etwas ansehnlicher als an der rechten. In der Mitte sieht man an diesem Präparat die zentrale, kegelförmige Hervorragung des Entoderms, an deren Spitze die primäre Analöffnung (*A*) sich befindet. Eine ähnliche Ectodermeinfaltung und zwar eine stärkere, dorsale Einfaltung des äußeren Blattes, ist auch in Fig. 8 dargestellt (ein dorsoventraler Schnitt aus dem 13. Regenerationstage, von *Amphiglene*).

Während die primäre Analöffnung ganz hinten und zwar etwas näher der Dorsalseite (vgl. Fig. 4 und 5) liegt, verändert sich ihre Lage in dem Maße, als sie in die definitive Analöffnung übergeht, welche an die Ventralseite zu liegen kommt, und zwar geschieht diese Translokation wenigstens teilweise infolgedessen, daß die erwähnte ectodermale Einfaltung an der Dorsalseite stärker ist und daß das Ectoderm, indem es sich einfaltet, von hinten und von oben die Analöffnung, sozusagen, umgreift. Die Zellen des Ectoderms in diesem, die Afteröffnung von oben und von hinten umgreifenden Abschnitte der Körperwand wachsen hier sehr stark aus und bilden hohe, zylindrische, blasse, schleimige Elemente, die an den dorsoventralen Schnitten durch das Hinterende des Wurmes eine fächerförmige Anordnung zeigen und alle zusammen eine Art halbkugelförmige Epithelkappe bilden. Es entsteht somit ein sich allmählich stark differenzierender Analabschnitt (Analsegment) des Körpers. Solche Verhältnisse habe ich bei *Amphiglene* konstatiert, und zur Erläuterung derselben mögen die Abbildungen Fig. 8, 9 und 10 dienen.

In Fig. 8 (13. Entwicklungstag) sieht man, daß die Analöffnung gerade nach hinten führt; an der Dorsalseite derselben wird das Epithel höher und fängt eben an, eine buckelförmige Verdickung zu bilden, um in späteren Stadien den After von oben und von hinten zu umgreifen und somit den Übergang desselben an die Bauchfläche, wenigstens teilweise, zu bedingen.

In Fig. 10 (23. Regenerationstag) ist schon die Analöffnung nach unten (nach der Ventralseite) gerichtet und das Aftersegment ist schon ganz gut differenziert, indem es von sehr hohen, zylindrischen, radiär angeordneten Epithelzellen begrenzt ist. Die Schicht dieser sehr hohen Epithelzellen umgreift das Endstück des Darmes und die Afteröffnung, namentlich von oben und hinten. In Fig. 9, welche einen Sagittalschnitt von derselben Serie, aber von etwas lateraler Gegend darstellt, sieht man sehr deutlich die radiäre (fächerartige) Anordnung der sehr hohen, zylindrischen Epithelzellen des halbkugelförmigen Analsegments. Die genannten hohen Epithelzellen besitzen sehr helles Plasma, das oft reichlich vacuolisiert ist, und ihre ovalen Kerne, die meistens in der Mitte der Zellen, oft aber näher dem oberen oder dem unteren Ende derselben gelagert sind, liegen zum größten Teil der Wand der Zelle sehr dicht an.

Es ist sehr interessant, daß die Lage des Afters im Regenerate eine ganz andre bei *Nerine cirratulus* und bei *Amphiglene mediterranea* ist, was wieder mit einer etwas differenten Lage des Regenerationskegels selbst zusammenhängt. Denn während bei *Amphiglene* der Regenerationskegel näher der Dorsalseite des Körpers sich bildet, so daß die Dorsalfläche des Wurmkörpers und des Regenerates in einer Ebene liegt (vgl. die Fig. 9 und 10), entsteht dagegen dieser Kegel bei *Nerine* näher der Bauchfläche des Körpers, so daß die ventrale Fläche des Wurmkörpers und des Regenerates fast in einer und derselben Ebene liegt, wie es aus der Fig. 11 ersichtlich ist, welche einen sagittalen Längsschnitt darstellt, oder aus der Fig. 13, wo der Regenerationskegel am hinteren Körperende von hinten gesehen dargestellt ist und wo er nahe der Bauchseite liegt, oder endlich aus der Fig. 14, wo er von der Seite zu sehen ist (an diesem Präparat wurde der Regenerationskegel infolge der Einwirkung der Fixierflüssigkeit etwas an die Ventralseite umgebogen; bei lebenden Tieren verläuft er gerade nach hinten). Infolge einer so differenten Lage des Regenerationskegels, ist auch die Lage des Afters bei beiden erwähnten Formen eine andre und zwar öffnet sich der After bei *Nerine* zuerst gerade nach hinten, später aber geht er mehr nach der Rückenseite über, indem eine ectodermale Falte, die aus sehr hohen, zylindrischen, schleimiges helles Plasma enthaltenden Epithelzellen besteht, die Analöffnung von hinten und von der Ventralseite (also anders als bei *Amphiglene*) umgreift, wie es aus der Fig. 11 oder 12 ersichtlich ist; an diesen beiden Sagittalschnitten ist die Afteröffnung nur sehr wenig zu sehen, sie stellt sich nur als eine seichte Grube dar, da die Schnitte aus einer lateralen Körperpartie stammen; an Schnitten derselben Serie, aus der Medianebene des Körpers sieht man ganz klar die dorsale Lage des Afters (13. Regenerationstag). In Fig. 12 sieht man auch, daß das Epithel des fast kugelförmigen Analsegments aus sehr hohen, schleimigen Zylinderzellen besteht, welche blasses Plasma und verhältnismäßig kleine, ovale Kerne enthalten, welche, wie im Epithel des Analsegments bei *Amphiglene*, den Wänden der Zellen dicht anliegen. Es sei noch bemerkt, daß bei *Nerine* an der Peripherie des kugelförmigen Analsegments sehr oft eine Schicht kleiner, meistens ovaler Kerne zu sehen ist, die stellenweise zu Gruppen im hellen Plasma angehäuft sind, wobei die Grenzen zwischen den Zellen unmerkbar sind, so daß hier eine Art Syncytium zu sein scheint; erst unterhalb dieser Kernschicht liegt die erwähnte Schicht sehr hoher, zylindrischer, oft reich vacuolisierter, schleimiger, radiär angeordneter Epithelzellen. Die erwähnte Kernschicht ist in Fig. 12 dargestellt.

Die Gestalt und die verhältnismäßig ansehnliche Größe des kegelförmigen Analsegments im Vergleich zum ganzen Regenerationskegel bei *Nerine cirratulus* ist sehr deutlich aus den Fig. 13, 14, 15 zu ersehen. Es geht aus dem Vergleich dieser Abbildungen hervor, daß je jünger und kleiner der ganze Regenerationskegel ist — natürlich von dem Moment an, als das Analsegment schon differenziert erscheint — desto bedeutendere Größe dieses letztere im Verhältnis zum ganzen Kegel zeigt. In Fig. 15 z. B., wo der Regenerationskegel aus sieben Segmenten besteht, ist das Analsegment sogar absolut größer als in Fig. 14, wo der Kegel schon aus etwa 13 Segmenten sich zusammensetzt. Das einmal gebildete Analsegment behält längere Zeit seine primitive Größe, während der übrig gebliebene Teil des Kegels weiter wächst, weshalb die Größenverhältnisse beider Teile in obenerwähnter, bestimmter Weise sich verändern.

III. Der Verschluß der Wunde am vorderen Körperende und die Bildung des Vorderdarmes.

Während die Afteröffnung von Anfang an offen bleibt, wahrscheinlich um dem allenfallsig im Darm sich befindenden Kot den freien Austritt zu ermöglichen, und nach den obenerwähnten Veränderungen mit Hilfe einer Ectodermeinstülpung dem definitiven After den Ursprung gibt, bleibt dagegen die Mundöffnung eine längere Zeit verschlossen, da, wie ich meine, die Aufnahme der Nahrung, mit welcher auch viele Mikroorganismen in den Mund gelangen, während der Heilung der Wunde nicht nützlich ist, vielmehr der Abschluß des Zutritts von fremden Körpern während der ersten Periode der Wundheilung und der Regeneration zum Gedeihen des Individuums beitragen möchte. Ich erblicke also in diesen Verhältnissen eine gewissermaßen nützliche Regulation für das Individuum.

Schon nach der ersten Stunde nach dem Abtragen des Kopfes samt drei bis fünf Körpersegmenten, bemerkt man eine energische Zusammenziehung der Wunde, welche auch hier durch die zirkulären (oder schiefen) Muskelfasern bedingt wird, und ein Hinausragen des durchschnittenen Darmes, welcher auch hier sich umstülpt, so daß die innere, cilientragende Oberfläche seiner Wand die Wunde von außen begrenzt. Sehr bald aber zieht sich die Wand des Darmes unmittelbar unter der Wunde sehr stark zusammen, verengt sich halsförmig, so daß hier das Lumen gänzlich verschwindet und der, der Außenfläche zugekehrte Teil der Darmwand eine Art stark gewölbten Schildes bildet, welcher in der Mitte mehrschichtig und dicker erscheint, gegen die Peripherie dagegen einschichtig und dünner ist. Die freie Oberfläche des Schildes ist mit Cilien bedeckt.

Auf diese Weise verschwindet hier gänzlich die äußere Öffnung des Darmes und ein Teil seines Lumens, namentlich der vorderste Abschnitt desselben. Der ganze Prozeß erfolgt sehr rasch, so daß er schon in der fünften oder sechsten Stunde nach der Operation vollendet ist.

Zwischen den Rändern des Schildes und denjenigen der durchschnittenen Körperwand bleibt auch hier, wie wir auch am Hinterende gesehen haben, ein ringförmiger Schlitz frei, welcher verhältnismäßig rasch geschlossen wird, denn im zweiten oder dritten Regenerationstage ist er schon gänzlich verschwunden und die Wunde ist vollkommen geschlossen.

Zur Illustration der mitgeteilten Verhältnisse soll zuerst die Fig. 18 dienen, welche einen dorsoventralen (sagittalen) Längsschnitt durch das Vorderende einer *Amphiglene*, 6 Stunden nach der Operation, darstellt. Ich muß dabei ausdrücklich betonen, daß ich ganz vollständige, ununterbrochene Schnittserien von diesem Stadium besitze, und daß das Studium derselben mich überzeugt hat, daß hier noch nirgends eine Öffnung des Darmes vorhanden ist. Der Schnitt Fig. 18 stammt von der Mittelebene, wo der enge, solide Hals des geschlossenen Darmes hervortritt. Wir sehen hier folgendes: Das Entoderm bildet vorn einen nach außen stark gewölbten Schild (*Ent.S*), welcher in der Mitte aus zwei bis drei Zellenschichten besteht, an der Peripherie dagegen aus einer einzigen Schicht zylindrischer Epithelzellen gebildet ist; die Kerne sind hier länglich oval, etwas zusammengedrückt. Während oberflächlich die Grenzen zwischen diesen Zellen ganz sichtbar sind, verschwinden sie teilweise in den tieferen Schichten des Schildes. Die äußere, freie Oberfläche dieses letzteren ist mit Wimpern bedeckt. Nach innen, d. h. gegen die Leibeshöhle des Körpers, ist der Schild konkav, und in der Mitte geht er halsförmig in den Darm über, dessen Lumen also, wie ununterbrochene Schnittserien uns überzeugen, vorn ganz blind verschlossen ist.

Zwischen den freien Rändern des Schildes und dem Epithel der Körperwand existiert ein zirkulärer Schlitz, der teilweise durch hier nach außen hervortretendes Blut und Blutkörperchen, Leucocyten und Teile der durchschnittenen Muskeln provisorisch verschlossen wird. Das Heraustreten dieser Elemente kann man auch hier, wie nach der Operation des Hinterendes, am lebenden Individuum unter dem Mikroskop beobachten, und zwar als eine weißliche, zähe Flüssigkeit, welche aus dem Schlitz hervorquillt, was natürlich das Eindringen von fremden Körpern in die Leibeshöhle teilweise verhindert, und zwar so lange, bis infolge des Zusammenwachsens des Körperepithels mit dem Entodermschild die Wunde endlich vollkommen geschlossen wird.

Es ist sehr interessant, daß ähnliche Verhältnisse, welche ich bei der Regeneration des Kopfes bei *Amphiglene mediterranea* in allen von mir beobachteten Fällen gefunden habe, auch bei der Kopfregeneration der Enchyträiden auftreten, aber hier erscheinen sie nur ausnahmsweise. Ich habe nämlich bei Individuen von *Henlea leptodora*, die mehrerer vorderer Segmente (zehn bis zwölf) beraubt worden sind (vgl. Taf. VII, Fig. 2 meiner [25] diesbezüglichen Arbeit), in seltenen Fällen beobachtet, daß sich der durchschnittene Darm verschließt, noch ehe die Körperwand vorn geschlossen wird, und daß er vorn gegen die Peripherie in eine Art Epitheldecke (Epithelschild) übergeht, deren Ränder nach hinten sich umbiegen, wobei zwischen denselben und dem Rand der Körperwand längere Zeit ein kreisförmiger Schlitz offen bleibt, von zahlreichen heraustretenden Lymphzellen ausgefüllt. Wir finden also in diesen bei *Henlea* seltenen Verhältnissen eine sehr große Analogie mit denjenigen, welche bei *Amphiglene* konstant sind, oder wenigstens in allen von mir beobachteten Fällen zum Vorschein kamen.

24 Stunden nach der Operation ist schon die Wunde gänzlich verschlossen und der Entodermschild geht direkt in das Körperepithel über. Am dritten Regenerationstage, manchmal schon früher, stülpt sich nun dieser entodermale Schild ein, wobei infolge eines an der Wundfläche etwas ungleichmäßigen Wachstums des Ectoderms der sich einstülpende Teil an die Bauchseite des vorderen Körperendes übergeht.

Sehr lehrreich für die Illustration des Obengesagten ist die Fig. 19, welche ein Präparat aus einer ganzen Schnittserie von dem dritten Regenerationstage darstellt. An diesem sagittalen Schnitt aus dem vorderen Körperende sieht man den entodermalen bewimperten Schild schon tief eingestülpt und einerseits in das hohe Epithel der Bauchseite (*Ek*), anderseits (nach vorn) in das viel niedrigere, neugebildete Epithel des vorderen Körperendes direkt übergehen. Der alte Darm (*D*) ist mit seinem blinden Ende vorn gegen die erwähnte Einstülpung gerichtet und mit demselben durch einen noch soliden Zellenstrang verbunden, welcher aus dem halsförmig verengten Abschnitt des Darmes (vgl. Fig. 18) hervorgegangen ist. Man sieht hier, wie die zylindrischen Zellen am Grunde der Einstülpung ohne Grenze in den Strang übergehen, in welch letzterem aber die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen nicht sichtbar und zahlreiche Vacuolen vorhanden sind, was als eine Vorbereitung zur Bildung eines Lumens im genannten Strange und zur Verbindung der Höhle des eingestülpten Teiles mit dem Lumen des übrigen Darmabschnittes zu betrachten ist.

Wenn man nur die Fig. 19 allein betrachtet, kann es scheinen, daß in derselben Schnittserie an irgend welcher Stelle eine offene Verbindung zwischen den beiden erwähnten Darmabschnitten zu finden wäre. Ununterbrochene Serienschnitte überzeugten mich aber, daß in diesem Stadium noch nirgends eine Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt existiert. An Sagittalschnitten derselben Serie, nicht aus der Gegend der Medianebene (wie die Fig. 19), sondern aus mehr lateralen Partien kann man konstatieren, daß sowohl der eingestülpte Teil, wie auch der übrige Darmabschnitt blind enden und in gar keiner gegenseitigen Verbindung vermittels irgend welchen soliden Zellenstranges (wie wir es am Präparat Fig. 19 gesehen haben) stehen.

Es ist interessant, daß der allgemeine Habitus des Epithels des eingestülpten Entodermabschnittes (des Schildes) und desjenigen des alten Darmes im betreffenden Stadium ein sehr differenter ist. Indem nämlich das Plasma in dem ersteren eine etwas mehr feinkörnige Beschaffenheit hat und intensiver sich färbt (z. B. mit Hämatoxylin), ist dasjenige in dem alten Darme viel heller, mehr homogen, und die Zellen sind hier höher als in dem eingestülpten Teil. Anfangs existiert eine solche Differenz nicht; sie entwickelt sich erst mit der Zeit, existiert eine längere oder kürzere Zeit und verschwindet dann mit der definitiven Ausbildung des regenerierten Darmes. Sie erscheint, meine ich, deshalb, weil der umgestülpte, der Außenwelt zugekehrte Abschnitt des Darmes und die Wand des alten, nicht umgestülpten Darmabschnittes ganz differenten äußeren Bedingungen unterliegen.

Eine ähnliche Differenz ist auch teilweise am hinteren Körperende zu beobachten, und zwar, wie in den entsprechenden Abbildungen dargestellt ist, zwischen den Zellen des umgestülpten Entodermschildchens und dem Epithel des übrigen (alten) Hinterdarmes, obwohl hier keine so distinkte Färbungsverschiedenheit stattfindet.

Am vierten Regenerationstage, und manchmal schon etwas früher, am Ende des dritten, existiert eine offene Kommunikation zwischen dem Vorderdarme und der Außenwelt, und es ist schon keine Differenz vorhanden in der Struktur der verschiedenen Teile des auf die obige Weise entstandenen Vorderdarmes, d. h. sowohl das Epithel des aus der Einstülpung des Schildes entstandenen Vorderdarmabschnittes, wie auch dasjenige des aus dem soliden Verbindungsstrange entwickelten Abschnittes besitzt eine ganz ähnliche Struktur.

Aus dem Obengesagten könnte man schließen, daß der ganze degenerierte Vorderdarm samt der Mundbucht dem Entoderm seine Entstehung verdanke, und daß somit eine wichtige Verschiedenheit zwischen dem Regenerationsmodus des Vorderdarmes und des Hinterdarmes vorhanden wäre. Näheres Studium dieser etwas verwickelten Verhältnisse überzeugt uns aber, daß auch hier, bei der Regeneration des Vorderdarmes, eine Teilnahme des Ectoderms (des Hautepithels) an der Bildung der definitiven Mundöffnung und der Mundbucht stattfindet.

Es bildet sich nämlich eine kleine sekundäre Ectodermeinstülpung zwischen den beiden, früh hervortretenden, kiementragenden Kopflappen oder richtiger gesagt, die genannten Kopflappen umwachsen mit ihren basalen Teilen fast ringsum die primäre Mundöffnung und bedingen auf diese Weise die Verlängerung des Vorderdarmes und die Bildung einer definitiven, vom Ectoderm begrenzten Mundöffnung.

Die primäre Mundöffnung befindet sich anfangs ganz frei an der Bauchseite des vorderen Körperendes, welches zuerst abgerundet ist (Fig. 19). Am vierten, manchmal aber schon am dritten Regenerationstage erscheint eine Ausbuchtung der Körperwand um diese Öffnung, und zwar so, daß eine hufeisenförmige Verdickung am vorderen Körperende entsteht, welche die Mundöffnung von rückwärts und von den Seiten umgibt. Es bildet sich somit eine Vertiefung am Vorderende des Körpers, eine Art Nische, die von vorn und von der Ventralseite offen bleibt, an der Rückenseite und lateralwärts von den kiementragenden Kopflappen umgrenzt ist und zum Darm führt, der etwas kegelförmig in diese Vertiefung hineinragt. Es entsteht also eine Art Vorhof, eine Mundbucht, welche lateralwärts und rückwärts durch das Ectoderm der Kopflappen begrenzt ist, in denen die Gehirnganglien sich entwickeln. Diese Mundbucht ist, wie gesagt, ausschließlich vom Ectoderm ausgekleidet.

Die obigen Verhältnisse werden uns klar erscheinen, nachdem wir einige Querschnitte aus dem zehnten Regenerationstage betrachten. In Fig. 20 sind die beiden Kiementräger im Querschnitte ganz getrennt dargestellt. In Fig. 21, welche einen Schnitt derselben Serie, aber mehr nach hinten darstellt, sind sie schon verbunden. Noch weiter nach hinten (Fig. 22) ist der Kopflappen im Querschnitte viel dicker und besteht aus zwei Hälften, welche vermittels eines engeren Abschnittes verbunden sind. In der Mitte sieht man das Gehirnganglion, welches aus zwei Hälften besteht, und mit dem Ectoderm einer tiefen Grube an der Ventralseite des Präparats noch innig verbunden ist; diese Grube verlängert sich weiter nach hinten in die Mundbucht, welche man an weiter nach hinten folgenden Präparaten schon stark entwickelt findet (Fig. 23). In Fig. 23, wo die Mundbucht eine sehr tiefe, ventral offene Grube darstellt, sieht man Teile der Schlundkommissuren, und in der Mitte der Grube eine kleine epitheliale Röhre (*D*) im Querschnitt; diese letztere ist die durchschnittene kegelförmige Hervorragung des entodermalen Abschnittes des Vorderdarmes in der Mundbuchthöhle, wie es uns noch die horizontalen Längsschnitte zeigen werden. Schon in Fig. 23 sieht man die ventralen Winkel der beiden Hälften des Kopflappens in kleine Spitzen ausgezogen und gegeneinander gerichtet; noch weiter nach hinten (Fig. 24*a*) stoßen sie fast zusammen, und in Fig. 24*b* sind sie schon vereinigt, so daß hier die Mundbucht von allen Seiten begrenzt ist und mit der dorsalen Wand derselben hängt sehr innig der entodermale Abschnitt des Vorderdarmes zusammen. Eine äußerst lehrreiche Ergänzung zur Erläuterung der oben beschriebenen Verhältnisse gibt uns die Fig. 25, welche einen Teil des Horizontalschnittes von einem Kopfregenerate der *Amphiglene* darstellt, 9 Tage nach der Operation. Man sieht hier sehr klar, wie die Vorderdarmwand, welche aus einem bewimperten Epithel besteht, in einen Raum führt, welcher von den Kopflappen beiderseits begrenzt ist. Der bewimperte, aus Entoderm gebildete Abschnitt des Vorderdarmes ragt kegelförmig in diesen Raum hinein, wobei die bewimperte (entodermale) Epithelschicht unmittelbar in die ectodermale, epitheliale Auskleidung der Mundbucht übergeht, welche aus einer Lage hoher, zylindrischer Epithelzellen besteht. Diese letzteren unterscheiden sich von denjenigen entodermalen Ursprungs dadurch, daß sie wimperlos und an den basalen Enden sehr oft verdünnt und in Fortsätze ausgezogen sind, wie in andern Teilen des regenerierten Epithels der Körperwand.

In dem betreffenden Präparate sieht man also sehr klar den Übergang des Darmes in die Mundbucht und die Grenze zwischen dem entodermalen und ectodermalen Darmabschnitte.

Im weiteren Laufe der Entwicklung verschwindet infolge eines ungleichmäßigen Wachstums des Darmes der Kegel gänzlich, so daß der entodermale, primär gebildete Darmabschnitt direkt und ohne jede Faltung in den sekundär gebildeten (ectodermalen), die Mundbucht bildenden, übergeht, ohne daß man irgendwelche Grenze zwischen beiden ziehen kann, ganz so wie bei normalen Individuen, welche gar nicht operiert worden sind. In Fig. 16 und 17 habe ich bei schwacher Vergrößerung zwei Querschnitte durch den Kopf eines normalen Individuum von *Amphiglene* dargestellt, um zu zeigen, daß die Mundbucht, welche vom Ectoderm der beiden kiementragenden Kopflappen ausgekleidet und (in Fig. 16) vorn an der ventralen Seite offen ist, unmittelbar (Fig. 17) in den eigentlichen Darm übergeht, ohne daß hier das vorderste Darmende in Form eines Kegels in das Lumen der Mundbucht hineinragt oder durch irgendwelche Faltungen von demselben abgegrenzt ist. In Fig. 17 sieht man an der Dorsalseite des Darmes das Gehirnganglion, und oberhalb desselben (auch in Fig. 16) zwei Schichten von großen, kubischen, sehr dickwandigen und hellen Zellen, die bekanntlich auch ventralwärts sich verlängern und gleicherweise in die Kiemen selbst übergehen, wo diese Zellen stützende Achsen der Kiemenröhren bilden.

Bevor ich zur Regeneration andrer Organsysteme bei *Amphiglene* und *Nerine* übergehe, möchte ich noch einige Worte über die Regeneration des Darmkanals bei *Dasychone lucullana* mitteilen, welche ich in dieser Hinsicht etwas näher studiert habe, während ich die Reparation andrer Organe bei dieser Form, infolge des Mangels an mehr fortgeschrittenen Stadien (mit gut ausgesprochenem Regenerationskegel) nicht verfolgen konnte. Bei *Dasychone* stülpt sich, wie bei *Amphiglene* und *Nerine*, der durchschnittene Hinterdarm um und bildet gleicherweise am Hinterende ein entodermales, bewimpertes Schildchen, dessen Ränder mit dem Ectoderm sehr früh verwachsen. Das Schildchen stülpt sich dann ein, und zwar zusammen mit einem kleinen Streifen des Ectoderms, so daß der definitive After von ectodermalen Rändern gänzlich umgeben ist; der ectodermale Abschnitt des regenerierten Hinterdarmes ist hier jedoch in jedem Falle sehr klein; er bildet nur einen engen unbewimperten Ring in der nächsten Nachbarschaft des Afters; bei *Amphiglene* ist dieser Abschnitt verhältnismäßig viel ansehnlicher.

Was die Bildung des Vorderdarmes anbetrifft, so sind bei *Dasychone* die betreffenden Verhältnisse sehr ähnlich denjenigen, welche ich oben bei *Amphiglene* beschrieben habe. Das Wichtigste ist, daß auch hier eine Art Mundbucht entsteht, welche vom Ectoderm ausgekleidet ist, und daß dieselbe im innigen Zusammenhang mit der Ausbildung der kiementragenden Kopflappen sich entwickelt, während der Rest des Vorderdarmes entodermalen Ursprungs ist und zwar aus dem Epithel des alten Darmes sich entwickelt, indem der durchschnittene Darm nach außen hervorragt und sich in bekannter Weise umstülpt. Ich kann aber nicht mit Bestimmtheit sagen, ob bei *Dasychone* der sich regenerierende Vorderdarm längere Zeit geschlossen ist (wie bei *Amphiglene*), oder ob er, ähnlich wie der Hinterdarm, von Anfang an offen steht; das erstere scheint mir aber wahrscheinlicher zu sein. Es ist noch eine Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Amphiglene* hervorzuheben. Indem nämlich das entodermale Schildchen sich einstülpt und die ectodermale Mundbucht sich bildet, ragt der zentrale Abschnitt des eingestülpten Schildchens samt der primären Mundöffnung kegelförmig in die Höhle der Mundbucht hinein (vgl. die Fig. 25 bei *Amphiglene*), ähnlich wie bei der *Amphiglene*, aber mit dem Unterschied, daß das Ectoderm, welches die Mundbucht auskleidet, sich als eine Epithelschicht auf die freie Oberfläche dieses Kegels verlängert. Infolge solcher Verhältnisse stellt sich ein Horizontalschnitt durch die *Dasychone*, der der Kopf samt drei bis vier ersten Leibessegmenten abgeschnitten worden ist, am 12. Regenerationstage folgendermaßen dar. In Fig. 46 sieht man vorn eine Vertiefung, die Mundbucht, welche seitlich von den kiementragenden Kopflappen begrenzt ist; in der Mitte, am Grunde derselben, ragt eine kegelförmige Verlängerung des Darmes in das Lumen der Mundbucht hinein, mit einer sehr engen Öffnung am Ende versehen. Der Kegel ist von zwei Zellenschichten gebildet, einer inneren, die aus sehr hohen, zylindrischen Zellen besteht, und eine unmittelbare Verlängerung der entodermalen Darmwand ist und einer äußeren, ectodermalen, welche aus zwei, drei Lagen abgeplatteter Epithelzellen besteht und unmittelbar in das Ectoderm des Kopflappens übergeht. In noch späteren Stadien wird der Kegel flach und es entsteht eine unmittelbare Kommunikation zwischen der Mundbucht und dem eigentlichen Darm, wobei sich die Grenzen zwischen beiden Abschnitten verwischen.

IV. Allgemeines über die Darmregeneration.

Aus allen oben mitgeteilten Beobachtungen ist also folgender allgemeiner Schluß zu ziehen: Sowohl der durchschnittene Hinterdarm, als auch der Vorderdarm treten ein wenig aus der Wunde heraus, und indem sich der ausgetretene Teil der Darmwand umstülpt, so daß die bewimperte innere Fläche nach außen tritt, bildet sich am Hinterende bzw. am Vorderende des operierten Wurmes ein bewimpertes

Schildchen, zwischen welchem und dem freien Rand der Körperwand eine sehr kurze Zeit ein offener, ringförmiger Schlitz existiert, der sich anfangs durch die austretenden Leucocyten, Blutkörperchen, teilweise Geschlechtselemente (am Hinterende), Muskelzellen und deren Produkte provisorisch schließt, dann aber infolge der Verwachsung der Ränder des Schildchens mit denjenigen der Körperwand definitiv geschlossen wird. Der provisorische After, bzw. die provisorische Mundöffnung gehen nicht in die definitiven Öffnungen des Darmes über, denn es erfolgt eine Einstülpung des genannten Schildchens und eines Teiles des benachbarten Ectoderms (was am Vorderende mit der Bildung des kiementragenden Kopflappens zusammenhängt, und zwar bei *Amphiglene* und *Dasychone*), weshalb die definitive Darmöffnung (After bzw. Mundöffnung) und ein kleiner Teil des Hinterdarmes, bzw. des Vorderdarmes (Mundbucht) vom Ectoderm ausgekleidet werden.

Was die Art und Weise der Regeneration des Darmes bei andern Polychäten nach den Beobachtungen andrer Forscher anbetrifft, so sind unsre Kenntnisse in dieser Hinsicht außerordentlich knapp. Die Beschreibung, welche uns Michel gegeben hat, ist etwas unklar. Denn einerseits sagt er, daß »l'orifice intestinal, dû à la section reste organiquement ouvert et forme l'anus«, woraus man schließen möchte, daß das Ectoderm keine Rolle an der Bildung des neuen Darmes spiele, anderseits aber sagt er: »la participation de l'épithelium intestinal à la formation de la nouvelle paroi digestive me paraît douteuse et tout au moins très faible; le nouvel épithelium, ectoderme vers l'extérieur, entoderme vers l'intérieur, dérive de l'épiderme ancien«. Dann macht er noch folgende Bemerkung: »Mais il ne résulte pas de de là, que cette paroi épithéliale, développée en revêtement du bourrelet annulaire, qui de plus en plus saillant, constitue le bourgeon, doive être considérée comme exclusivement ectodermique .... car cette nouvelle paroi est à son debut indifferente, pour se différencier ensuite en ectoderme d'un côte, en entoderme de l'autre.« Michel nimmt keine ectodermale Einstülpung an, es geht jedoch aus seiner höchst unklaren Beschreibung hervor, daß die »indifferente« Wand des sich regenerierenden Hinterdarmes sowohl Elemente entodermalen Ursprungs (d. h. vom Epithel des alten Darmes herrührend), wie auch solche ectodermalen Ursprungs enthält. Die Beobachtung Michels, daß sich die Öffnung des durchschnittenen Hinterdarmes nicht schließt, ist richtig, aber falsch scheint mir seine Annahme zu sein, daß diese Öffnung den definitiven After bildet, denn in unsern Fällen sahen wir immer eine sekundäre, wiewohl nicht tiefe Ectodermeinstülpung und eine Bildung des definitiven Afters. E. SCHULTZ (33) sah in einigen Fällen den durchschnittenen Darm sich zurückziehen, das Körperepithel sich über ihm schließen, die Darmwände miteinander verwachsen, und nach einigen Tagen den Darm wieder durchs Epithel durchbrechen, um mit dem Epithel des Körpers zu verwachsen. In andern Fällen aber sah er, daß sich der Darm nicht zurückzog, daß sich das Körperepithel nicht schloß, und daß die Darmwände direkt mit dem Körperepithel verlöteten. Der Mitteldarm endet direkt am Analrande, die Grenze zwischen ihm und dem Ectoderm bleibt scharf und deutlich, und es bildet sich dabei keine Spur eines ectodermalen Darmes d. h. eines wirklichen Enddarmes. »Der Enddarm« — sagt SCHULTZ — »wird folglich überhaupt nicht gebildet.«

Es ist merkwürdig, daß weder MICHEL noch SCHULTZ das Hervortreten eines Teiles des durchschnittenen Darmes aus der Wunde und eine Umstülpung desselben, und dann eine sekundäre Einstülpung des ectodermalen Schildchens samt einem kleinen Teile des Ectoderms beobachtet haben, obwohl ich diese Verhältnisse bei den von mir untersuchten Polychätenspecies in allen Fällen konstatiert habe. Es ist jedoch schwer zu sagen, ob hier eine gewisse Unvollkommenheit in den Beobachtungen der erwähnten Forscher vorliegt, oder ob wirklich solche große Differenzen bei verschiedenen Species obwalten; diese letztere Annahme ist aber wahrscheinlich, da, wie es die Untersuchungen von ABEL (1) und von mir (25) gezeigt haben, bei einer und derselben Species manchmal ziemlich große Differenzen in der Art und Weise der Darmregeneration vorhanden sein können, die jedoch definitiv zu einem und demselben Ziele führen. So kann sich z. B. bei *Tubifex rivulorum* und *Nais proboscidea* nach den Untersuchungen von ABEL auf folgende Weise der Enddarm regenerieren: 1) in den einen Fällen schließt sich zunächst der Darm, nähert sich dem Körperepithel, dann durchbricht er dasselbe, verlötet mit der Körperwand, worauf sich das Ectoderm nachträglich zur Bildung des Enddarmes einsenkt; 2) in andern Fällen erfolgt nach dem Verschluß des Darmes die Bildung eines Proktodäums durch Einstülpung; 3) noch in andern Fällen bleibt, ohne daß es zu einem Verschluß des Darmrohres kommt, infolge einer direkten Verlötung des hinteren Darmendes mit dem Körperepithel eine Öffnung bestehen, die ohne weiteres zur Afteröffnung wird; aber es ist für uns wichtig, daß ABEL auch in diesem letzten Falle eine geringe Einsenkung des

Körperepithels für sehr wahrscheinlich hält. Was die Regeneration des Vorderdarmes anbetrifft, so stehen die Beobachtungen ABELS am meisten mit denen von WAGNER bei *Lumbriculus* und mit den meinigen bei den Polychäten und teilweise auch bei den Enchyträiden im Einklang. Nach WAGNER entsteht der vordere Teil des Darmtractus bei der Regeneration des *Lumbriculus* zum größten Teil aus Entoderm, aber der vorderste, sehr kurze Abschnitt (Mundhöhle) geht aus einer Einsenkung der Epidermis hervor, ist mithin ectodermal veranlagt. Meine (25) Untersuchungen über die Regeneration des Vorderdarmes bei den Enchyträiden haben nachgewiesen, daß dieser letztere teilweise auf Kosten des alten Darmes, also des Entoderms, teilweise aber auf Kosten des Hautepithels (Ectoderms) entsteht, wobei jedoch die verhältnismäßige Teilnahme dieser beiden Elemente sogar bei derselben Species verschiedenartig sein kann, was auf eine hohe individuelle Variabilität der Regenerationsprozesse hinweist. Was die Entstehung des Hinterdarmes bei den Enchyträiden anbetrifft, so habe ich gezeigt, daß auch hier das Ectoderm eine wichtige Rolle spielt, da der Darm mit dem Ectoderm durch eine solide Zellenanhäufung ectodermalen Ursprungs sich verbindet, welche dann hohl wird, worauf noch eine sekundäre, starke, ectodermale Einstülpung als Anlage des definitiven Afters und eines definitiven Hinterdarmes entsteht. Die Teilnahme des Ectoderms bei der Bildung des Afters und des Mundes, der vordersten Abteilung des Vorderdarmes (Mundbucht) und der hintersten Abteilung des Enddarmes ist auch bei der Regeneration verschiedener andrer Anneliden nachgewiesen worden, bei welchen jedoch immer die Hauptrolle in den Reparationsprozessen das Epithel des alten Darmes spielt. So zeigte z. B. Miß RANDOLPH, daß beim *Lumbriculus* das alte Entoderm des Hinterdarmes mit dem Ectoderm verschmilzt und so der Darm verschlossen wird; etwas später entsteht eine ectodermale Einstülpung (Proktodäum); nach P. HEPKE entsteht bei den Naiden der neue Darm als eine solide Entodermknospe, welche später ein Lumen bekommt und mit einer ectodermalen Einbuchtung konfluiert; nach K. HESCHELER schließt sich beim *Lumbricus* der durchschnittene Darm und nähert sich dem Ectoderm, wobei die Mundhöhle als Stomodäum entsteht; nach HAASE zieht sich bei *Tubifex* der durchschnittene Vorderdarm zurück, dann wächst er bis an das Körperepithel heran, es erfolgt die Berührung beider Schichten, ein Durchbruch und endlich eine ectodermale Stomodäumeinstülpung usw. Andre, wie z. B. M. v. BOCK (beim *Chaetogaster*), nehmen eine direkte Verwachsung des durchschnittenen alten Darmes mit dem Ectoderm an, was mit den von SCHULTZ beschriebenen Verhältnissen übereinstimmt.

V. Die Regeneration des Gehirnganglions und der Schlundkommissuren.

Die Regeneration des Nervensystems ist bei den Anneliden im allgemeinen in vielen Hinsichten innig mit derjenigen des Muskelsystems verbunden. Ich habe schon früher in meiner Enchyträidenarbeit von 1901 das Zusammenhängen dieser beiden Prozesse konstatiert und einen Vergleich der Reparationsprozesse mit manchen embryonalen Erscheinungen und zwar mit der Neuromuskelanlage (im Sinne KLEINENBERGS) durchgeführt. Wir werden weiter unten bei der Besprechung der Regeneration des Bauchmarkes und der longitudinalen Muskulatur zu dieser Frage zurückkehren. Zuerst müssen wir aber die Reparation des Gehirns und der Schlundkommissur kennen lernen.

Am dritten Regenerationstage kann man bei den Exemplaren von *Amphiglene*, bei welchen die drei bis fünf vordersten Körpersegmente samt dem Kopf abgeschnitten worden sind, nach dem definitiven Verschluß der Wunde, ein Heraustreten von zahlreichen Zellen aus dem neugebildeten Ectoderm beobachten, welche oberhalb des Vorderdarmes eine lose Anhäufung bilden.

Ein Teil dieser Zellen bekommt bald ein mesenchymatisches Aussehen; die Elemente, welche teils spindelförmig, teils sternförmig und mit Ausläufern versehen sind, bilden eine Art reticulären Gewebes, indem sich die einzelnen Zellen hier und da mittels ihrer Ausläufer verbinden; andre Zellen bleiben ganz lose nebeneinander in der Leibeshöhle liegen. Alle diese Zellen, welche also ectodermalen Ursprungs sind und welchen etwas später auch mesodermale Elemente aus den alten Partien des Körpers sich gesellen (s. unten), bilden die Anlagen verschiedener neuer, mesodermaler Organe des Vorderkörpers, was unten näher nachgewiesen sein wird. Aber ein andrer Teil dieser, aus dem Ectoderm hervorgetretenen Zellen, die eine längere Zeit mit diesem letzteren innig zusammenhängen, bilden mehr kompakte paarige Anhäufungen, welche die Anlagen der Gehirnganglien und der Schlundkommissuren darstellen.

In Fig. 19, welche einen Sagittalschnitt aus dem dritten Regenerationstage (*Amphiglene*) darstellt, sieht man oberhalb der primitiven Mundöffnung das Ectoderm aus einer Schicht hoher, zylindrischer Zellen bestehen, welche sowohl hier, wie auch an andern Stellen der Wundfläche ein charakteristisches Aussehen zeigen, und zwar sind sie gegen die Basis verschmälert und verlängern sich hier in dünne Fortsätze. Viele dieser Zellen sind tiefer, unter den übrigen gelagert und nur mittels dünner Ausläufer stecken sie zwischen mehr oberflächlich liegenden Zellen; andre liegen schon ganz frei unter dem Epithel, wobei verschiedenartige Übergänge von den noch mit dem Epithel zusammenhängenden zu denjenigen beobachtet werden können, welche in der Leibeshöhle als typische, spindelförmige oder verästelte Elemente, von mesenchymatischem Charakter, frei zerstreut sind.

Wir haben es hier also mit dem bekannten, keilförmigen Austritt von mesenchymatischen Zellen aus der Epithelschicht zu tun, wobei eine rege mitotische Teilung sowohl in den Zellen der Epithelschicht, wie auch in den schon ausgetretenen, unter dem Epithel liegenden Elementen hervortritt (vgl. die Fig. 26*a* aus einem mehr fortgeschrittenen Regenerationsstadium).

In einem etwas späteren Regenerationsstadium, namentlich am 4. oder manchmal schon Ende des 3. Tages, wenn die ersten Anlagen der Kopflappen (kiementragenden Lappen) zum Vorschein kommen, finden wir in der Höhle derselben ein stark entwickeltes, mesenchymatisches Gewebe (*Cg*), wie es in Fig. 26 (Horizontalschnitt) zu sehen ist. Dieses Gewebe besteht aus verästelten, größtenteils miteinander zusammenhängenden Zellen und bleibt im innigen Zusammenhange mit der Epidermis der Kopflappen, indem die Ausläufer der mehr peripherisch liegenden Zellen mit denjenigen der Ectodermzellen sich verbinden.

Während ein Teil der Zellen vom Ectoderm sich abtrennt und tiefer in die Leibeshöhle als Cölomgewebe eindringt, bleibt ein anderer Teil inniger mit dem Ectoderm verbunden, welches seine Proliferationstätigkeit weiter behält und hauptsächlich an zwei paarigen Stellen seitlich von der, die beiden Kopflappen abgrenzenden Furche viele Zellen produziert, welche die Anlagen der Gehirnganglien bilden. In Fig. 26 sieht man diese Zellen in zwei bis drei Schichten liegen, wobei sehr viele Mitosen auf eine rege Zellteilung hinweisen. In Fig. 26 *a* ist bei stärkerer Vergrößerung ein Teil des Ectoderms aus dieser Stelle dargestellt. Wir erblicken hier einige hohe Zylinderzellen, an der freien Fläche mit einer Cuticula bedeckt und mit großen ovalen Kernen versehen, welche viele Chromatinkörnchen enthalten, die eine peripherische Schicht des Kerns bilden, während in der Mitte des Kerns ein heller, chromatinfreier

Raum existiert, wo das Kernkörperchen liegt; an der Basis gehen diese Zellen in dünne Fortsätze über; eine dieser Zellen, von einem ganz ähnlichen Habitus, liegt schon tiefer unter den übrigen und erreicht nicht die Oberfläche. Die einfachen oder verästelten basalen Fortsätze dieser Zellen verbinden sich mit noch tiefer liegenden Zellen, und eine dieser letzteren ist in einer mitotischen Teilung begriffen.

Die Zellen der Gehirnganglienanlage sind zuerst verästelt, polygonal oder abgerundet, und indem sie diese Gestalt in den mehr peripheren, mit dem Ectoderm zusammenhängenden Abschnitten längere Zeit behalten, werden sehr viele von ihnen in den tieferen Partien der Anlage verlängert, spindelförmig und an beiden Polen in feine Fasern (Nervenfasern) ausgezogen.

In Fig. 25 (Horizontalschnitt durch das Kopfregenerat der *Amphiglene*, aus dem 9. Regenerationstage) sieht man von vorn der Mundbucht, an den inneren, medianen Seiten der Kopflappen die Anlagen der beiden Gehirnganglien (*G*), die noch mit dem Ectoderm zusammenhängen, und in der Richtung nach hinten und unten (wie der Vergleich der betreffenden Schnittserien uns lehrt) in Faserstränge übergehen, die die Anlagen der Schlundkommissuren (*S.r*) darstellen. In diesen letzteren sieht man nun eine große Anzahl von spindelförmigen, bipolaren Zellen, deren faserige Fortsätze zwischen den andern Nervenfasern verlaufen. Man findet dabei die verschiedenartigen Übergänge von den noch wenig veränderten, mit dem Ectoderm zusammenhängenden Zellen zu diesen spindelförmigen Nervenzellen. An den mehr dorsalen Schnitten derselben Serie, oberhalb der Mundbucht, wo die Kopflappen ein zusammenhängendes Ganze bilden, sind auch die beiden Anlagen der Oberschlundganglien miteinander verbunden (Fig. 27), obwohl sie ihren paarigen Bau deutlich behalten.

Es ist für unsre Frage sehr interessant, die Fig. 22, 23 und 24 näher zu betrachten. Sie stellen Querschnitte durch das Kopfregenerat der *Amphiglene* aus dem 10. Regenerationstage dar. In Fig. 22 sieht man schon in der Anlage der Oberschlundganglien eine sehr distinkte Differenzierung in eine Cortical- und Medullarsubstanz; dorsal und von beiden Seiten der ventralen Bucht hängen die Anlagen des Gehirns mit dem Ectoderm sehr innig zusammen. In den Fig. 23 und 24, welche Querschnitte derselben Serie immer mehr nach hinten darstellen, sieht man die beiderseitigen Oberschlundganglien in der Richtung nach der Ventralseite sich verlängern — Anlagen der Schlundkommissuren. Es läßt sich an diesen Präparaten sehen, daß beim Fortwachsen der Kommissurenanlagen das Ectoderm immer weiter sich beteiligt. In Fig. 24 hängen die Kommissurenanlagen mit dem Ectoderm der Bauchseite zusammen, wo eine weitere Zellproliferation an betreffenden Stellen stattfindet, und wo die beiden Anlagen noch weit voneinander entfernt sind. An weiteren Querschnitten (noch mehr hinteren) sieht man sie allmählich in ein einheitliches Bauchmark zusammenfließen, und zwar immer unter der weiteren aktiven Teilnahme des Ectoderms, was auch an dorsoventralen, longitudinalen (sagittalen) Schnitten beobachtet werden kann. Die Schlundkommissuren regenerieren sich also einerseits infolge des Wachstums der Gehirnganglienanlagen selbst, anderseits infolge des Hinzutretens von neuen ectodermalen Elementen an zwei paarigen Stellen der ventralen Kopfwand. Diese Teilnahme des Ectoderms an der Bildung der Schlundkommissuren erinnert uns sehr an die Verhältnisse, welche ich bei der Kopfregeneration der Enchyträiden (25) beschrieben habe.

VI. Die Regeneration des Bauchmarkes und der longitudinalen Muskulatur des Körpers (bei der Regeneration des hinteren Körperabschnittes).

Diese Prozesse, welche im allgemeinen in ähnlicher Weise bei *Amphiglene* und *Nerine* verlaufen, und nur in Einzelheiten sich bei beiden Formen unterscheiden, sind sehr interessant. Manche histologische Details in den betreffenden Fragen habe ich hauptsächlich bei *Nerine cirratulus* studiert, da bei dieser Form die histologischen Elemente überhaupt größer sind und die betreffenden Prozesse aus diesem Grunde viel klarer sich darstellen als bei der viel kleineren *Amphiglene*.

In Fig. 5 und 6 (sagittale Schnitte durch das Hinterende der operierten Amphiglenen, in der 24. Regenerationsstunde) sieht man noch keine Veränderungen in dem durchschnittenen Bauchmarke; das hintere Ende dieses letzteren liegt unmittelbar dem neugebildeten Ectoderm an, aber seitens dieses letzteren ist noch keine Spur irgend welcher Reaktion zu sehen. Dieselbe tritt sehr allmählich hervor. Gewöhnlich am 5. oder 6. Tage, manchmal aber etwas früher, kann man einen sehr innigen Zusammenhang zwischen dem Ectoderm und dem hinteren Bauchmarkende beobachten, was während des ganzen Regenerationsprozesses des Bauchmarkes stattfindet.

In Fig. 8 sieht man an einem dorsoventralen Längsschnitte durch das operierte Individuum von *Amphiglene*, am 13. Regenerationstage, sehr klar diesen innigen Zusammenhang des Bauchmarkes mit dem neugebildeten Ectoderm. Und zwar unmittelbar unter der Stelle, wo die bewimperte ventrale Darmwand in das Ectoderm übergeht, erfolgt in diesem letzteren eine sehr rege Zellvermehrung, wobei die heraustretenden, oft in longitudinalen Reihen zusammenliegenden Zellen, oder richtiger Kerne (da die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen gewöhnlich schwer an dieser Stelle zu unterscheiden sind), in das Bauchmark eindringen. Ähnlich wie bei der Bildung des Gehirnganglions haben wir auch hier beobachtet, daß viele dieser Zellen sich spindelförmig bipolar verlängern, und daß die beiden Fortsätze derselben, als dünne Fasern, in die Fasersubstanz des Bauchmarkes hineindringen. Seitens des alten Bauchmarkes habe ich keine proliferatorische Tätigkeit beobachtet. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß die alten Nervenfasern in den sich neubildenden Bauchmarkabschnitt hineinwachsen, wie ich es bei den Enchyträiden mittels der Golgischen Methode beweisen konnte; das alte Mark produziert jedenfalls keine neuen Zellen; alle stammen vom Ectoderm des Regenerates ab.

Wenn sich das früher erwähnte, halbkugelförmige Analsegment entwickelt, an dessen ventraler Seite (bei *Amphiglene*) der After sich öffnet, liegt die Hauptbildungsstelle des Bauchmarkes unmittelbar vor diesem letzteren, und zwar treten in dem Maße als der Regenerationskegel sich verlängert, in dieser Stelle immer neue Zellen aus dem Ectoderm heraus und verschieben sich nach vorn, indem sie das Längswachstum des Bauchmarks bedingen. Dem auf diese Weise in der Längsrichtung wachsenden Bauchmarke gesellen sich aber noch neue Zellengruppen, die an der Bauchseite des Regenerationskegels, und zwar in segmentaler Anordnung an der Grenze der benachbarten Segmente, den einzelnen Scheidewändeanlagen (Septa) entsprechend, aus dem Ectoderm heraustreten. Zuerst trennen sich die vordersten, intersegmentalen Zellenanhäufungen vom Ectoderm ab und unterliegen weiteren Differenzierungen, dann erfolgt in der Richtung nach hinten die Differenzierung der weiteren Anlagen, entsprechend der allgemeinen Differenzierungsrichtung des Regenerationskegels, der vorn am frühesten die definitive Größe erreicht, nach hinten hin aber, bis zum Analsegment, wo die jüngeren Abschnitte desselben sich befinden, eine längere Zeit verschmälert und undifferenziert bleibt.

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse möge die Fig. 10 dienen, welche einen medianen, longitudinalen, dorsoventralen Schnitt durch den Regenerationskegel einer *Amphiglene* 23 Tage nach der Operation darstellt. Der Kegel besteht aus fünf Segmenten, das anale mitgerechnet. Wir sehen nun, daß an der Grenze des letzten alten Körpersegments und des vordersten (ersten) regenerierten eine Zellanhäufung im Bauchmark selbst liegt; zwischen dem ersten und zweiten liegt eine solche zwar auch im Bauchmarke, aber schon tiefer und hängt mit dem Ectoderm zusammen; zwischen dem zweiten und dritten liegt sie noch mehr im Ectoderm, zwischen dem dritten und vierten ist sie noch weniger vom Ectoderm abgetrennt als vorn, und zwischen dem vierten und fünften oder Analsegment ist die ganze Ectodermschicht als Proliferationsstätte der Nervenelemente zu betrachten, da sie aus abgerundeten Zellen besteht, welche in großer Anzahl in die Tiefe eindringen und das Wachstum des hinteren Bauchmarkendes bedingen, und zwar so lange, als der Regenerationskegel wächst. Lateral gehen die erwähnten segmentalen Zellanhäufungen in diejenigen über, welche zur Bildung der Muskulatur und in erster Linie derjenigen der Scheidewände bestimmt sind (vgl. die Fig. 9), worüber unten die Rede sein wird.

Sehr interessante Bilder finden wir an Querschnitten durch das sich regenerierende Bauchmark, da aber an solchen Präparaten der innige genetische Zusammenhang zwischen der Anlage dieses letzteren und eines Teiles der Muskulatur sehr deutlich zu sehen ist (Neuromuskelanlage), so werden wir die Bildung dieser beiden Organe gleichzeitig besprechen.

In Fig. 28 ist ein Querschnitt durch das Hinterende einer *Amphiglene* am 28. Regenerationstage dargestellt; der Schnitt war etwas schief, und zwar verlief er ein wenig von hinten und oben nach vorn und unten, so daß während dorsal die Wand des Analsegments mit ihren großen, charakteristischen, vacuolenreichen Ectodermzellen getroffen wurde, ventral die hinterste Partie des Bauchmarkes (*Bm*) durchschnitten ist; in der Mitte liegt der Hinterdarm (*D*). Dieser Querschnitt ist sehr interessant. Im Ectoderm der Bauchseite sieht man hier eine rege Zellproliferation, wobei in der Mitte die Anlage des Bauchmarkes, lateral dagegen diejenige der Muskulatur, und zwar der longitudinalen Muskulatur zu sehen ist (*L.M*). In der Bauchmarkanlage sehen wir zwei paarige, hellere Stellen, an der inneren, gegen die Leibeshöhle zugekehrten Fläche derselben — die Anlagen der Fasersubstanz. Sowohl an Präparaten dieser Schnittserie, aber weiter nach vorn, wo die Entwicklungsprozesse mehr fortgeschritten sind, wie auch an Präparaten von späteren Regenerationstagen, aber näher dem Hinterende des Regenerationskegels, verändert sich das Bild folgendermaßen (Fig. 29, 30).

In der Mittellinie treten in der Bauchmarkanlage (Fig. 29 und 30) sehr hohe zylinderförmige Zellen auf, welche einen mittleren Nervenzellenstrang bilden. Solche Zellen hat auch Eugen Schultz (33) beobachtet und abgebildet, indem er dieselben für Neurogliazellen hielt, aber keine Beweise anführte, daß diese Elemente wirklich keine Nervenzellen sind. Meiner Meinung nach sind es Nervenelemente, die aber im Gegensatz zu andern eine längere Zeit hindurch bis zur Oberfläche reichen und erst in späteren Stadien sich mehr vertiefen. Diese Zellen, welche ich in der Zahl von acht bis zehn auf Querschnitten angetroffen habe, reichen mit ihren verbreiteten, basalen Enden bis zur Oberfläche; an entgegengesetzten, inneren Enden werden sie dünn und gehen hier meistens in faserförmige Fortsätze über, die sich zentralwärts verästeln, wobei gewöhnlich die feinen Verästelungen nach rechts oder nach links in die Fasersubstanz des Bauchmarkes hineindringen und zur Bildung des Fasergeflechtes beitragen. Die Kerne dieser Zellen, die ziemlich groß, oval und körnig sind, liegen entweder nahe dem verbreiterten, peripheren Ende der Zelle, oder tiefer, an der Übergangsstelle des Zellenleibes in den faserförmigen Fortsatz. Obwohl ich die erwähnten Elemente für nervöse halte und die Entwicklung der echten, in späteren Stadien klar hervortretenden Neuroglianetze nicht näher untersuchen konnte, kann ich jedoch mit Sicherheit annehmen, daß diese letzteren samt den Nervenelementen aus derselben Quelle, d. h. aus dem Ectoderm der Regenerationsknospe, hervorgehen, da sie allmählich in der schon differenzierten, aber teilweise noch mit Ectoderm zusammenhängenden Bauchmarkanlage hervortreten.

Es geht aus dem Obengesagten hervor, daß die Bauchmarkanlage zuerst, wenn der Regenerationskegel noch sehr klein ist, an einer Stelle, unmittelbar vor dem After, aus dem Ectoderm sich zu bilden beginnt, indem aber der genannte Kegel weiter wächst, bleibt die Anlage des Bauchmarkes noch eine längere Zeit mit dem Ectoderm der ventromedialen Seite des Kegels im genetischen Zusammenhange. Die Regeneration des Bauchmarkes geht also aus der medialen Region der ventralen Seite des ganzen Regenerationskegels vor sich, und nicht nur aus einer einzigen Stelle desselben, wie es z. B. Haase (9) für *Tubifex rivulorum* angenommen hat. Meine diesbezüglichen Beobachtungen stehen in dieser Hinsicht mit denjenigen von E. Schultz im Einklange.

Sehr interessant ist der innige Zusammenhang der Bauchmarkanlage mit derjenigen der longitudinalen Muskelmassen. Und zwar stellen sich die betreffenden Verhältnisse an Querschnittspräparaten folgendermaßen dar.

Beiderseits der obenerwähnten, mittleren, sehr hohen Zellengruppen sieht man in der Bauchmarkanlage Reihen von Kernen, die in Säulen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche gelagert sind, wobei die Grenzen zwischen den Zellen schwer zu unterscheiden sind; an einigen Präparaten treten sie etwas klarer hervor, an andern sind sie fast gänzlich verwischt. Neben diesen mehr oder weniger regulär angeordneten mehr mittleren Kernreihen kann man jederseits je eine andre laterale Gruppe von Kernen unterscheiden, die jedoch mit den mittleren ganz innig zusammenhängen, und nur infolge einer etwas differenten Verlaufsrichtung der Reihen von den ersteren unterschieden werden können. Und zwar verlaufen die mehr medialen Kernreihen fast senkrecht zur ventralen Fläche des Regenerationskegels; sie sind nur ein wenig schief lateralwärts gerichtet. Die mehr peripheren (lateralen) dagegen stehen viel schiefer und sind mehr medianwärts gerichtet, so daß die mittleren und lateralen Gruppen von Kernreihen (Säulen) unter einem spitzen Winkel, der dorsalwärts offen ist, gegeneinander gerichtet sind. Die beschriebenen Verhältnisse sind aus der Fig. 30 (Querschnitte durch den Regenerationskegel der *Amphiglene* vom 30. Tage nach der Operation), besonders aber aus der rechten Hälfte der betreffenden Abbildung ganz klar ersichtlich.

Beide Gruppen von erwähnten Kernreihen umgrenzen — an den Querschnitten (Fig. 29 und 30) — je zwei hellere Felder, welche gegen die Leibeshöhle gerichtet sind; die mittleren, etwas helleren, beiderseits der medianen hohen Zellen gelegenen, sind die Anlagen der Fasersubstanz der Bauchmarkganglien, während die lateralen, etwas dunkleren und einige Kerne enthaltenden, den Muskelmassenanlagen angehören.

Die reguläre, in dorsoventrale (wiewohl etwas schiefe) Reihen angeordnete Lage der Kerne läßt uns annehmen, daß die oberflächlich liegenden Zellen wahrscheinlich als Mutterelemente funktionieren, und daß eine jede derselben die ganze entsprechende Reihe gebildet hat, so wie es auch z. B. bei der Entwicklung des Bauchmarkes bei vielen Arthropoden bekannt ist, wo die oberflächlich liegenden, ektodermalen, größeren Urnervenzellen ganze Reihen oder Säulchen von kleineren Zellen hervorbringen. Ich habe jedoch Mitosen sowohl in der oberflächlichen Schicht, wie auch in tiefer liegenden Kernen der einzelnen Säulchen (vgl. z. B. Fig. 30) beobachtet, woraus ein Schluß sich ziehen läßt, daß, wenn auch die oberflächlichen Elemente als Mutterzellen funktionieren, die tiefer eindringenden Tochterzellen ihrerseits neue Elemente produzieren können.

Die oben erwähnte reguläre Anordnung der gesamten Elemente läßt sich nur eine verhältnismäßig kurze Zeit beobachten. In Fig. 29, welche einen Querschnitt durch eine *Amphiglene* aus dem 31. Regenerationstage darstellt, ist schon eine solche reguläre Anordnung der erwähnten Elemente weniger klar ausgedrückt.

Der wichtige Schluß, welchen wir aus den obigen Beobachtungen ziehen, ist nun derjenige, daß die Anlage des Bauchmarkes und eines Teiles der Muskulatur, und zwar, wie später näher bewiesen sein wird, der longitudinalen Körpermuskulatur, eine gemeinschaftliche ist, und daß beide Bildungen in einem engen Zusammenhange aus dem Ectoderm der ventralen Seite des Regenerationskegels entstehen.

In späteren Regenerationsstadien, z. B. am 35. Tage, trennen sich die erwähnten Muskelanlagen von der des Bauchmarkes und liegen frei rechts und links von diesem letzteren unter dem Ectoderm, wie bei einem ganz normalen, nicht operierten Individuum.

Bei *Amphiglene mediterranea*, bei welcher auch im definitiven Zustand die ventralen, longitudinalen Muskelmassen auf demselben Niveau wie das Bauchmark liegen, ist die gemeinschaftliche Anlage beider Bildungen leichter zu konstatieren, da sowohl das Bauchmark wie auch die lateral von ihm liegenden Muskelmassen eine längere Zeit miteinander innig zusammenhängen. Dagegen ist bei *Nerine cirratulus*, wo die erwähnten Muskelmassen viel tiefer liegen als das Bauchmark, welches hier überhaupt eine mehr peripherische, ectodermale Lage behält, und wo die Trennung beider Bildungen viel früher und verhältnismäßig schneller zustande kommt, ist dieser genetische Zusammenhang etwas schwieriger zu konstatieren. Denn hier sieht man, daß selbst die noch nicht gänzlich in Muskelfasern differenzierten, oben genannten Muskelanlagen viel tiefer als das Bauchmark in dem Regenerationskegel liegen, weshalb es leicht ist, einen Irrtum zu begehen und diese Muskelanlagen von einem Bildungsgewebe hervorbringen, welches von Anfang an tiefer unter der Bauchmarkanlage und überhaupt unter der Ectodermschicht liegt, so wie es z. B. SCHULTZ (33) darstellt, indem er diese Muskelanlagen vom Peritonäum ableitet, oder wie es z. B. IWANOW (15) in seiner Fig. 5 darstellt, und diese Anlagen auch vom »Cölomepithel« und in erster

Instanz von »Neoblasten« ableitet, d. h. von Zellen, welche von altem Mesoderm abstammen und sich nicht aus dem Ectoderm der Regenerationsknospe, und also in keiner Weise aus der mit dem Bauchmarke gemeinschaftlichen Anlage entwickeln.

Wenn wir eine Querschnittserie von einem Regenerationskegel der *Nerine cirratulus* 28 Tage nach der Operation untersuchen, so erhalten wir in den vorderen Partien des Kegels, wo die gewebliche Differenzierung weiter fortgeschritten ist, solche Bilder wie in Fig. 41, wo unter dem Ectoderm, lateralwärts vom Bauchmark eine Muskellage (natürlich eine paarige) liegt, welche aus longitudinalen Fasern besteht und durch ihre tiefe Lage zur Annahme führen möchte, daß sie sich von einem unter dem Ectoderm liegenden Gewebe entwickelt. Wenn wir aber weiter nach hinten schreiten, und die Querschnitte derselben Serie näher dem Hinterende ansehen, so kommen wir durch ganz allmähliche Übergänge zu Bildern, wie in Fig. 42, wo die betreffenden Anlagen der Muskulatur noch in statu nascendi sind.

Die erwähnte Fig. 42 ist für unsre Frage außerordentlich wichtig und interessant. So wie wir es bei der *Amphiglene* (vgl. die Fig. 30) gefunden haben, sehen wir auch hier, bei *Nerine cirratulus*, eine ähnliche reguläre Zellenanordnung in der Neuromuskelanlage, und zwar eine reihenförmige, indem die Zellenreihen für das Bauchmark und für die Muskelanlage unter einem stumpfen Winkel gegeneinander gerichtet sind. Wir finden hier, daß in der Mittellinie die Bauchmarkanlage aus vier bis fünf hohen, am basalen Ende etwas verbreiterten Zellen besteht, welche wir auch an Querschnitten durch die Bauchmarkanlage der *Amphiglene* (Fig. 29 und 30) oben beschrieben und abgebildet haben; seitlich von diesen hohen Mittelzellen folgen reguläre Zellenreihen (wobei die Grenzen zwischen benachbarten Zellen größtenteils verwischt sind), und zwar unter einem spitzen Winkel zur Körperoberfläche. In den basalen Zellen dieser Reihen sieht man sehr oft Mitosen; diese basalen Zellen funktionieren wahrscheinlich als Mutterzellen für die Zellenreihen. In der tiefsten Partie des Bauchmarkes finden wir zwei paarige, hellere Felderanlagen der Fasersubstanz des Bauchmarkes. Nun sehen wir an der linken Seite der Abbildung (ganz dieselben Verhältnisse waren auch an der rechten Seite des Präparats sichtbar), seitlich von der äußersten Zellenreihe des Bauchmarkes andre ectodermale Zellenreihen, welche in entgegengesetzter Richtung verlaufen, aber nicht so regulär, wie diejenigen des Bauchmarkes. In diesen Reihen trifft man oft in basalen Zellen, d. h. am meisten peripherisch gelegenen, mitotische Teilungsfiguren, während mehr in der Tiefe die Kerne größtenteils amitotisch sich vermehren. Man findet hier nämlich viele, länglich-ovale oder biskuitförmige Kerne mit je zwei Kernkörperchen oder mit je einem hantelförmigen, also im Teilungszustand sich befindenden Nucleolus. Diese Zellenreihen, welche, wie gesagt, Anlagen der longitudinalen Muskulatur sind, wachsen anfangs etwas schief in die Tiefe, gegen die Leibeshöhle, nachher aber verändern sie ihre Richtung und wachsen mehr nach innen gegen die Mittellinie des Körpers, wobei sehr oft an den Umbiegungsecken der Reihen die Kerne bogenförmig oder knieförmig gebogen erscheinen, wie es in der Fig. 42 links an einigen Stellen zu sehen ist.

Schon jetzt beginnt in der betreffenden Muskelanlage die Differenzierung der longitudinalen Muskelfasern und zwar in der Tiefe derselben, wie es aus der Fig. 42 ersichtlich ist. So entsteht die ventrolaterale longitudinale Körpermuskulatur. Ob die viel schwächer entwickelten mittleren, beiderseits des ventralen Septums unter dem Bauchmark verlaufenden, longitudinalen Muskelmassen aus derselben Quelle hervorgehen, wie die erwähnten ventrolateralen, das kann ich nicht mit aller Bestimmtheit sagen. Es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß dieselben sich sehr früh aus der Anlage dieser letzteren differenzieren, obwohl sie bald ganz unabhängig werden. Man sieht die Anlage dieser medioventralen Muskeln beiderseits des ventralen Mesenteriums in Fig. 41, wo sie ganz unabhängig von den ventrolateralen Muskelanlagen sind und medial von denselben unter dem Bauchmark liegen.

Die longitudinale Körpermuskulatur bildet aber bekanntlich nicht bloß die ventrolateralen und ventromedialen Bände, sondern sie besteht noch aus den dorsolateralen bandförmigen Muskelmassen, welche als paarige stark entwickelte Muskelbündel dorsolateral verlaufen. Aus welcher Quelle entstehen nun bei der Regeneration der Polychäten die dorsolateralen longitudinalen Muskeln? Es kostete mir viel Mühe, diese Frage zu lösen, denn in verhältnismäßig frühen Stadien sah ich schon sowohl bei *Amphiglene* wie auch bei *Nerine* diese Muskelanlage ganz differenziert und in keinem Zusammenhang mit dem Ectoderm der Dorsalseite oder mit dem Peritonäum (Cölomepithel) sich befindend. Näheres Studium überzeugte mich aber, daß die erste Quelle dieser Muskelanlagen in den hintersten Partien des Regenerationskegels unmittelbar vor dem Analsegment oder, richtiger gesagt, an der vorderen Grenze derselben hervortritt, wo die histologische Differenzierung der Organe am längsten ihren primitiven

Zustand behält. Hier sieht man den innigen genetischen Zusammenhang dieser Anlage mit derjenigen der ventrolateralen longitudinalen Muskeln.

In Fig. 28 (Querschnitt durch die hinterste Partie des Regenerationskegels einer *Amphiglene* im 23. Regenerationstage) sehen wir an der Ventralseite der Bauchmarkanlage (*Bm*), in innigem Zusammenhang mit derselben die erwähnte Anlage der ventrolateralen (*L.M*) Muskulatur und auf der linken Seite (der Schnitt war etwas schief) die Anlage (*D.L.M*) teils der dorso-longitudinalen Muskeln, teils auch einiger andrer Mesodermalgebilde, die voneinander noch nicht abgetrennt sind und mit der ventrolateralen Muskelanlage zusammenhängen. Es ist interessant, daß schon in diesem so frühen Stadium, in welchem alle diese Anlagen im Ectoderm liegen, die dorsolaterale longitudinale Muskelanlage auf die dorsale Seite überzugehen beginnt, indem ein Teil derselben den Darm von der Seite und von oben umwächst. Noch interessanter sind die Querschnitte durch die hintere Partie des Regenerationskegels einer *Amphiglene* im 31. Regenerationstage, welche in Fig. 37 und 38 dargestellt sind. Besonders in Fig. 38 sieht man sehr schön, wie die neben dem Bauchmark (*Bm*) sich befindende und mit ihm zusammenhängende ventrolaterale Muskelanlage in eine ansehnliche Zellenanhäufung (*LM*) übergeht (die in Fig. 37, d. h. etwas weiter nach hinten noch inniger mit dem Ectoderm zusammenhängt), welche zwischen die Dorsalwand des Regenerationskegels und die Darmwand nach oben hineinwächst, um sich hier etwas später als eine freiliegende Zellenanhäufung abzutrennen.

Sehr lehrreich und überzeugend ist auch die Fig. 31, nämlich ein Querschnitt durch den Regenerationskegel einer *Nerine cirratulus*, 30 Tage nach der Operation (der Schnitt stammt aus der hinteren Partie des Kegels). Wir sehen hier lateralwärts von dem Bauchmarke die ectodermalen Anlagen der ventrolateralen Longitudinalmuskulatur so innig mit dem ersteren verbunden, daß sich im Ectoderm keine Grenze zwischen beiden ziehen läßt. Die Muskelanlagen ragen stark nach innen in die Leibeshöhle hinein, wobei von den lateralen Teilen derselben ansehnliche Zellenstreifen gegen die dorsale Seite des Körpers abgehen und den Darm seitwärts umgeben. In etwas späterem Entwicklungsstadium schnüren sich nun diese Zellenstreifen von ihren Bildungsstätten ab und stellen frei liegende, paarige, dorsale Zellenanhäufungen dar, welche die Anlagen der erwähnten dorsolateralen Longitudinalmuskulatur bilden, indem sie durch die inzwischen sich entwickelnden Borstenanlagen von den

Anlagen der ventralen Longitudinalmuskulatur abgegrenzt werden, wie es in Fig. 29 zu sehen ist, wo die dorsale Muskulaturanlage schon ganz frei liegt, während die ventrolaterale noch im Zusammenhang mit dem Ectoderm und mit dem Bauchmark ist.

Wir können also sagen, daß zuerst eine gemeinschaftliche Anlage der longitudinalen Körpermuskulatur bei der Regeneration entsteht, und indem die künftigen dorsalen Abschnitte sich früher abschnüren und an die Dorsalseite übergehen, bleiben die zukünftigen ventralen Abschnitte noch eine längere Zeit mit dem Ectoderm und mit der Bauchmarkanlage innig verbunden; ihre definitive Abtrennung und Differenzierung erfolgt etwas später.

VII. Die Regeneration der longitudinalen Muskulatur im Kopfregenerate.

Indem ich weiter unten manche interessante histologische Differenzierungen in der longitudinalen Muskelanlage überhaupt beschreiben werde, wende ich mich jetzt zur Bildung der longitudinalen Körpermuskeln im Kopfregenerate, da alles oben Beschriebene die Regeneration des hinteren Körperteils anbelangt. Ich fasse diese Tatsachengruppe deshalb in einen besonderen Abschnitt, weil einige Autoren eine große Differenz in der Art und Weise der Regeneration der Mesodermgebilde im Kopf- und Schwanzregenerate angenommen haben, z. B. Iwanow (15), was aber in unserm Falle gar nicht stattfindet. Nach Iwanow entsteht das Cölomepithel des Schwanzregenerates bei *Lumbriculus variegatus* aus den, von den alten Körperteilen des Wurmes in das Regenerat einwandernden speziellen Zellen, sog. »Neoblasten«, wobei aus dem Epithel der Cölomsäcke verschiedenartig gestaltete Mesodermgebilde entstehen, unter denen die Längsmuskulatur der Leibeswand (und diejenige des Darmblutsinus) am charakteristischsten sind. In dem Kopfregenerate dagegen dringen die mesodermalen Bildungselemente, nach diesem Autor, aus der alten Längsmuskulatur der Körperwand und aus dieser gemeinsamen Mesodermanlage entstehen in den Kopfsegmenten: die neue Längsmuskulatur und »augenscheinlich die Ringmuskulatur der Leibeswand, die Längsmuskulatur des Darmes und verschiedene bindegewebige Auskleidungen der Organe«, wobei im Kopfregenerate, wie es auch Randolph angibt, keine Neoblasten vorhanden sind (zufällig in das Kopfregenerat gelangte Neoblasten — sagt Iwanow — nehmen an der Regeneration des Mesoderms keinen Anteil).

Einen solchen gewaltigen Unterschied in der Bildung der Längsmuskulatur der Körperwand im vorderen und hinteren Regenerate habe ich bei den Polychäten nicht beobachtet, und es scheint mir überhaupt die Annahme Iwanows nicht genug bewiesen und theoretisch etwas unwahrscheinlich zu sein. Schultz (33), der nur die Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten studiert hat, nimmt an, daß das Cölomepithel (Schultz nennt irrtümlicherweise das Cölomepithel einfach »Cölom«; das »Cölom« ist ja nur die Leibeshöhle, welche vom Cölomepithel begrenzt ist) aus immigrierenden Ectodermzellen sich bildet, und zwar beginnt diese Immigration immer ventral am hintersten, auswachsenden Körperende; die ersten Bildungen, die aus dem auswachsenden Cölomepithel entstehen, sind nun nach diesem Verfasser die Längsmuskeln. Er leitet also dieselben indirekt auch von dem Ectoderm der ventralen Wand der Regenerationsknospe, und direkt aus dem vorher aus dieser Quelle entstandenen Cölomepithel ab. Meine Beobachtungen, und zwar sowohl was das hintere Regenerat, wie auch das vordere anbelangt, stehen dagegen denjenigen Michels (21) am nächsten, da er die longitudinale sowohl wie die cirkuläre Muskulatur direkt aus den »Epidermiszellen« ableitet, indem er sagt: »Je dois rejeter toute conclusion qui exclurait la participation de l'ectoderme à la formation des muscles somatiques, notamment admettrait une origine uniquement somatopleurale même pour un système particulier de muscles, car les fibres musculaires, surtout transverses, sont en connexion avec les cellules épidermiques, et d'autre part les faisceaux musculaires dorsaux, même longitudinaux, bien distincts à l'origine des faisceaux ventraux, sont formés avant que cette paroi ne soit atteinte par les sacs coelomiques.« Diese letzten Worte von Michel sind für uns besonders wichtig, und ich kann die diesbezügliche Beobachtung dieses Autors, daß die longitudinalen Muskelanlagen dorsal erscheinen, noch bevor hier das Cölomepithel zum Vorschein kommt, vollkommen bestätigen, was sich natürlich mit den Beobachtungen von Schultz nicht in Einklang bringen läßt. In meinen (24) Enchyträidenstudien habe ich auch den innigsten Zusammenhang in der Entwicklung der longitudinalen Muskeln der Körperwand und des Bauchmarkes und überhaupt den ectodermalen Ursprung dieser (wie auch aller andern) Muskeln nachgewiesen. Die Angaben andrer Autoren in der betreffenden Frage, z. B. von Malaquin (19), welcher alle somatischen Muskeln von der Somatopleura ableitet (bei der Regeneration von *Eusyllis*, *Syllis* und Stolonisation von *Autolytus*), von Randolph (30), welche sie von »Neoblasten« ableitet, und endlich von Hepke (10) und andern Autoren werde ich hier nicht näher erörtern.

Im allgemeinen geht die Regeneration der longitudinalen Muskulatur des Leibes bei den von mir untersuchten Polychäten im Kopfregenerate auf eine ähnliche Weise vor sich, wie im Schwanzregenerate; die Unterschiede sind von einer mehr untergeordneten Natur.

Und zwar ist zuerst hervorzuheben, daß die Regeneration derselben in ganz analoger Richtung vor sich geht; im Hinterregenerate schreitet sie in der Richtung von hinten nach vorn, sie beginnt vor dem hintersten Segmente, d. h. vor dem Analsegmente und schreitet von hier nach vorn; im Kopfregenerate beginnt sie hinter dem zuerst sich anlegenden kiementragenden Segmente und schreitet in der Richtung nach hinten. Da aber die Anlage des Bauchmarkes, und zwar infolge der gegenseitigen Entfernung der Schlundkommissuren, aus zwei zuerst ziemlich weit entfernten, seitlich vom Darme sich befindenden Ectodermverdickungen den Anfang nimmt, sind auch die Anlagen der ventrolateralen Longitudinalmuskeln, welche sich jederseits in einem sehr innigen Zusammenhange mit den Bauchmarkanlagen entwickeln, verhältnismäßig weit voneinander entfernt. Jederseits finden wir also seitlich von der ectodermalen Epithelverdickung der ventralen Körperwand, die das Bauchmark liefert, eine Zellwucherung im Ectoderm, die zur Bildung der erwähnten Muskulaturanlage führt.

In Fig. 23 und 24 sehen wir im Querschnitte die weit voneinander entstehenden Schlundkommissuranlagen, die mit dem Ectoderm der Ventralwand des Körpers innig zusammenhängen. Wenn wir nun die Schnitte derselben Serie etwas weiter nach hinten verfolgen, finden wir, wie die Fig. 40 zeigt, die ventralen Bauchmarkanlagen noch mit dem Ectoderm verbunden, und zwar besteht hier das Ectoderm in der Mittellinie aus einer einzigen Zellenschicht, während lateral dasselbe mehrschichtig erscheint und eine mehr oder weniger reguläre reihenförmige Zellenanordnung aufweist (analog den Verhältnissen im Hinterregenerate).

In der Tiefe dieser paarigen Anlagen sieht man schon jederseits ein helles Feld — die Anlage der Fasersubstanz des Bauchmarkes. Weiter nach hinten nähern sich die beiden Anlagen gegeneinander und bilden einheitliche, paarige Bauchmarkanlagen, wie wir es im Hinterregenerate gesehen haben. Nun sehen wir in Fig. 40, seitlich von jeder paarigen Bauchmarkanlage eine ansehnliche Ectodermverdickung, die innig mit dem letzteren zusammenhängt und nach rückwärts ganz lateral Züge von Zellen liefert. In etwas späteren Stadien oder in demselben Stadium, aber in etwas weiter nach hinten reichender Gegend des Kopfregenerates findet man an der Stelle dieser lateral vom Bauchmarke sich befindenden, ectodermalen Zellenanhäufungen junge Anlagen von longitudinalen Muskelfasern.

Auf diese Weise entsteht die Anlage der ventrolateralen Longitudinalmuskulatur des Kopfregenerates. Was die Entstehung der dorsalen longitudinalen Muskeln dieses Regenerates anbelangt, so war ich nicht imstande dieselbe so genau zu studieren, wie im Hinterregenerate; es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß dieselben auf ganz analoge Weise den Ursprung nehmen, zu welcher Annahme mich die Tatsache führt, daß auch hier die ventrale Muskelanlage Züge von Zellen liefert, die in der Richtung nach rückwärts wandern, wie es zum Teil schon in der Fig. 40 zu sehen ist. Ich war dagegen imstande, die Entwicklung der ventromedialen Longitudinalmuskulatur, welche im vorderen Körperabschnitte bei der *Amphiglene* viel stärker als hinten entwickelt ist, ziemlich genau zu studieren, und was am wichtigsten ist, ihren ectodermalen Ursprung zu konstatieren.

Wir haben gesehen, daß sich am vorderen Körperende bei der Regeneration des Kopfabschnittes eine tiefe Einsenkung bildet, welche vom Ectoderm ausgekleidet ist und als Mundbucht von uns bezeichnet worden ist, wobei dorsal vom Grunde dieser Einsenkung eine kegelförmige Verlängerung des Darmes mit einer Öffnung am Gipfel (der primitiven Mundöffnung) sich abhebt (vgl. die Fig. 23 und 24). An weiter nach hinten durch diese Körperpartie angefertigten Querschnitten können wir beobachten, daß der hufeisenförmige Raum der Mundbucht (vgl. die Fig. 24) immer enger wird, und endlich gelangen wir zum Grunde der Einsenkung, welcher vom Ectoderm (vgl. oben über die Entwicklung des Vorderdarmes) ausgekleidet ist. Nun können wir beobachten, daß ventral am Grunde der Einsenkung das Ectoderm sehr energisch Zellen proliferiert, welche sich zwischen dem Vorderdarme und dem Ectoderm der Ventralseite des Körpers anhäufen. Eine solche Anhäufung von Ectodermzellen sehen wir in Fig. 40, welche einen weiter nach hinten folgenden Querschnitt darstellt, als die Fig. 23 und 24. Eine ununterbrochene Schnittserie überzeugt uns ganz sicher, daß diese Zellenanhäufung vom Ectoderm der Ventralseite des Mundbuchtgrundes entsteht.

Wie die Fig. 40 lehrt, liegt diese Zellenanhäufung (*L.M.m*) zwischen der Ventralseite des Darmes, dem Ectoderm und den seitlich sich befindenden Bauchmarkanlagen. Weiter nach hinten an demselben Präparate und in etwas älteren Regenerationskegeln an derselben entsprechenden Stelle sieht man die erwähnte Ectodermzellenanhäufung in zwei Hälften differenziert (dasselbe sieht man sogar schon in Fig. 40 zum Vorschein kommen) und die Zellen derselben geben der longitudinalen, medialen Muskulatur die beiderseits des Ventralmesenteriums sich hinzieht, den Ursprung. Ich füge nicht die betreffenden Abbildungen bei, da die Art und Weise der Differenzierung der Muskelanlagen in longitudinale Muskelfasern an allen Stellen in ähnlicher Weise vor sich geht, und ich werde dies unten näher beschreiben und durch Abbildungen aus der Entwicklungsgeschichte der ventralen Longitudinalmuskulatur illustrieren.

VIII. Ob die Longitudinalmuskulatur ausschließlich aus den ectodermalen Anlagen sich regeneriert?

Während wir oben eine Anzahl positiver Tatsachen angeführt haben, welche, wie ich meine, uns bewiesen haben, daß die Anlagen der Longitudinalmuskulatur des Leibes im innigen Zusammenhange mit der Bauchmarkanlage aus dem Ectoderm des Regenerationskegels sich entwickeln, müssen wir jetzt noch die Frage erörtern, ob dies die einzige Quelle der longitudinalen Körpermuskeln ist, oder ob dabei auch die alten, durchschnittenen Muskelfasern irgendwelche Rolle spielen?

Es ist außerordentlich schwer, diese Frage zu entscheiden, da an der Kontaktstelle der alten Muskelfasern mit den jungen Bildungselementen ein solches Gewirr von zelligen Elementen vorhanden ist, daß es sehr schwer ist, hinsichtlich der Frage, ob seitens der alten Muskulatur irgendwelche neue Bildungszellen den neuen Muskelanlagen sich zugesellen, ins klare zu kommen. Ich habe jedoch Gründe anzunehmen, daß spärliche Zellen wirklich von den alten Muskeln sich abtrennen und sich der ectodermalen Anlage zugesellen, was ich besonders im Kopfregenerate zu beobachten imstande war. Diese Zellen nehmen, sozusagen, eine vermittelnde Rolle in der Verbindung beider Bildungen auf sich. Ich habe nämlich beobachtet, daß sich von den alten Muskelfasern einzelne Zellen, jedenfalls aber in spärlicher Anzahl abtrennen, und zwar so, daß sich der Kern mit einem Teile des Sarkoplasmas von der kontraktilen Substanz abschnürt. Solche Zellen rücken gegen die ectodermale Anlage, um sich den Elementen dieser letzteren zuzugesellen.

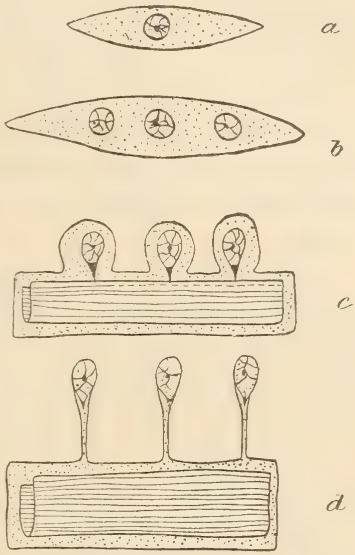
Sehr lehrreich für unsre Frage ist die Fig. 47, welche bei einer stärkeren Vergrößerung einen kleinen Teil der ventralen Körperwand im Sagittalschnitte an der Grenze zwischen dem sich regenerierenden Kopfe und dem Rumpfe von einer *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation darstellt, wobei der Schnitt lateral von der Medianebene, in der Gegend der rechten ventrolateralen Gruppe der Longitudinalmuskeln geführt worden ist. Es ist eine kritische, sehr wichtige Stelle, da wir hier den Kontakt der alten Muskulatur mit den aus dem Ectoderm massenhaft hervortretenden muskelbildenden Zellen vor uns haben. Unter den alten Muskelfasern, wo keine Proliferation der Ectodermzellen stattfindet, ist das Ectoderm einschichtig, indem es aus sehr hohen zylindrischen Zellen besteht, mehr nach vorn dagegen ist es mehrschichtig, wobei viele Mitosen auf eine sehr energische Zellvermehrung hinweisen. Die massenhaft aus dem Ectoderm auswandernden Zellen rücken gegen die alten Muskeln, indem hier und da zapfenartige protoplasmatische Gebilde mit mehreren darin eingelagerten Kernen zu sehen sind, mit den spitzen Enden gegen die Muskeln gerichtet; es sind dies Anlagen für neue Muskelfasern, deren histologische Differenzierung unten näher besprochen werden wird. Der innige genetische Zusammenhang dieser Gebilde mit der Ectodermzellenanhäufung ist aus dem Präparate ganz ersichtlich. Nun aber sieht man auch, daß seitens der alten Muskelfasern hier und da charakteristische, birnenförmige, in einen langen, dünnen Fortsatz übergehende Zellen frei werden (über die Entstehung solcher birnenförmiger Zellen bei der Bildung der Muskelfasern wird unten die Rede sein) und in spindelförmige Elemente sich verwandeln, welche sehr ähnlich den jungen Muskelfasern sind. In der betreffenden Abbildung sieht man z. B. im Zusammenhange mit einer, am meisten oben liegenden Muskelfaser, eine solche schon fast ganz freie birnförmige Zelle, und neben ihr, mehr nach vorn, zwei spindelförmige Zellen, die sehr wahrscheinlich durch Längswachstum der birnförmigen Zellen entstanden sind, denn sie besitzen sonst einen ganz ähnlichen Habitus, und die Kerne der einen und der andern Zellenart sind sich sowohl der Größe wie auch dem Bau nach vollkommen ähnlich. Es geht also aus den obigen Beobachtungen hervor, daß bei der Bildung der neuen Muskelfasern in sehr großem Maße Zellen von den ectodermalen Bildungsstätten sich abtrennen und gegen die alten Muskeln rücken, daß von diesen letzteren aber gleichzeitig eine kleine Anzahl von Zellen an der Kontaktstelle frei wird und diese, indem sie sich spindelförmig verlängern, zwischen die ectodermalen Bildungszellen hineindringen, und somit zur Regeneration der Muskulatur samt diesen letzteren beitragen. Ich habe diesen Prozeß nur im Kopfregenerate genauer studiert; im Schwanzregenerate habe ich dagegen in dieser Hinsicht so zweideutige Präparate bekommen, daß hier die Teilnahme der alten Muskulatur an den betreffenden Regenerationsprozessen mir unsicher geblieben ist, obwohl ich vermute, daß auch hier das alte Muskelgewebe eine gewisse aktive regeneratorische Rolle sehr wahrscheinlich spielt.

IX. Die histologische Differenzierung der Muskelfasern bei ihrer Regeneration.

Nachdem eine größere Anzahl von Zellen in der ventrolateralen Anlage für die longitudinale Muskulatur sich angehäuft hat, beginnen dieselben in folgender Weise sich zu verändern. Die Zellen nehmen eine anfangs nur schwach spindelförmige Gestalt an und dann verlängern sie sich ansehnlich in longitudinaler Richtung, indem sie gleichzeitig seitlich komprimiert werden, so daß sie bandförmige Elemente bilden. In diesen Elementen treffen wir nun mehrere, reihenförmig angeordnete Kerne im Plasma, die durch die Vermehrung des primitiven Kerns entstanden sind, wobei mitotische und amitotische Kernteilungen stattfinden (diese letzteren habe ich besonders bei der Bildung andrer Muskeln z. B. der der Scheidewände sehr oft angetroffen, worüber noch unten näher die Rede sein wird). Solche, mehrere Kerne einschließende bandförmige Elemente können aber auch, meine ich, auf anderm Wege zur Entwicklung gelangen und zwar infolge der Verschmelzung einer Anzahl von spindelförmig verlängerten Zellen, die in einer Reihe hintereinander sich einstellen; solche reihenförmige Anordnung von Spindelzellen habe ich öfters beobachtet, woraus ich schließen möchte, daß dieselben zusammenfließen können. Sei es wie es sei, es entstehen nun endlich bandförmige, seitlich komprimierte Elemente, in deren Plasma mehrere Kerne in größerer oder geringerer Entfernung voneinander eingeschlossen sind; neben solchen mehrkernigen, bandförmigen Elementen findet man auch andre, in welchen nur ein Kern vorhanden ist.

In allen solchen bandförmigen Zellen, sowohl in den mehrkernigen, wie auch in den einkernigen, können wir nun folgende Veränderungen beobachten. Die Zelle plattet sich noch ansehnlicher in lateraler Richtung ab, ihr Plasma wird hell und durchsichtig, und die ovalen Kerne, anstatt wie vorher in der Mitte zu liegen, nähern sich dem dorsalen Rand der Zelle. Wenn wir die betreffenden Zellen an einem Querschnitt durch die Muskellage untersuchen, und zwar wenn der Schnitt den Kern getroffen hat, haben wir solche Bilder vor uns wie in Fig. 32 *B*, wo die obere Zelle seitlich abgeplattet, unten (ventral) etwas schmäler, oben (dorsal) etwas verbreitert ist und hier fast ganz peripherisch den ovalen Kern enthält. Der Kern hat in der Mitte ein kleines Kernkörperchen und viele Chromatinkörnchen.

Der ovale Kern unterliegt nun bald einer sehr interessanten Veränderung; er nimmt eine mehr birnförmige Gestalt an, indem der breitere Pol nach oben (dorsal), der verengte nach unten gegen das Plasma gerichtet wird, wobei sich eine Anzahl von Chromatinkörnchen an dem verengten Pol ansammelt und verdichtet, einen keilförmigen, intensiv sich färbenden Fortsatz an diesem Pol bildend. An Präparaten, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, und an welchen die Chromatinsubstanz eine sehr intensive Tinktion zeigt, treten die genannten, tiefschwarzen, keilförmigen Kernfortsätze sehr schön hervor. Während dieser Veränderungen im Kern plattet sich der Zellenleib noch weiter ab und wird höher, so daß auf Querschnitten die ganze Zelle stark in dorsoventraler Richtung sich verlängert, aber das Längswachstum der Zelle betrifft nur den unteren, rein plasmatischen Abschnitt der bandförmigen Zelle, während der obere (dorsale) oder, richtiger gesagt, der gegen die Leibeshöhle gerichtete, die Kerne enthaltende Abschnitt nicht in die Länge wächst. Auf diese Weise sieht die von der Seite beobachtete, bandförmige Zelle, wenn sie nur einen Kern enthält, so aus, wie es das Schema Fig. 1 *a* zeigt, während in den mehrkernigen, bandförmigen Zellen das Bild sich folgendermaßen darstellt: unten (in der Richtung der Körperwand) verläuft eine bandförmige (seitlich abgeplattete) protoplasmatische Abteilung, und dorsal (in der Richtung gegen die Leibeshöhle) sind



Textfig. 1 *a—d*.
Schema, welches die Bildung der longitudinalen (ventralen) Muskelfasern illustriert, wobei die muskelbildenden Zellen von der Seite gesehen sind.

mit derselben birnförmige, mit den erwähnten chromatischen Fortsätzen versehene und von einer spärlichen Plasmaschicht umgebene Kerne verbunden, wie es die Fig. 1 *c*, *d* darstellt. In der unteren, bandförmigen Abteilung erscheint nun sehr bald die kontraktile Substanz in Gestalt von zwei Platten, die unten ineinander übergehen, oben aber offen sind und welche aus parallel verlaufenden Fibrillen bestehen, wobei die keilförmigen Fortsätze der Kerne, bevor sich diese letzteren weiter entfernen (*d*), zwischen diese kontraktile Platten hineindringen, wie es das Schema Fig. 1 *c* zeigt.

In Fig. 33, welche einen Teil eines longitudinalen, dorsoventralen Schnittes durch den Regenerationskegel einer *Nerine cirratulus*, 23 Tage nach der Operation darstellt, sieht man unter dem Ectoderm und der Schicht der zirkulären Muskelfasern eine Reihe von Kernen, die birnförmig sind und in die erwähnten Chromatinfortsätze sich verlängern; dieselben sind von Plasma umgeben, welches in der Richtung gegen die Leibeswand in eine zusammenhängende, bandförmige Schicht übergeht, in der schon kontraktile Muskelsubstanz differenziert ist. Diese Bildung entspricht unserm Schema *c*.

Viel instruktiver sind die in Fig. 32 dargestellten, querdurchschnittenen Elemente, da an denselben sehr gut die Art und Weise der Differenzierung der kontraktilen Substanz in den bandförmigen Zellen zum Vorschein kommt. Wir sehen hier nämlich an manchen Zellen, daß der keilförmige Chromatinfortsatz des polständigen Kernes sehr tief in das Plasma hineindringt, und daß in diesem letzteren peripherisch die kontraktile Substanz hervortritt, welche aus zwei Lamellen besteht, die den Fortsatz hufeisenförmig umgeben. Die Lamellen sind am Kernpol offen, an dem entgegengesetzten Pol dagegen gehen sie ineinander über; zwischen den beiden Lamellen dringt vom Kernpol helles Sarkoplasma hinein, in welchem der genannte Fortsatz steckt.

Diese Verhältnisse sind interessant vom allgemein-biologischen Standpunkt, da sie einen Beweis liefern für den Einfluß des Kernes auf die chemischen Veränderungen des Plasmas. Denn das Vorhandensein eines speziellen, keilförmigen Kernfortsatzes, der tief in denjenigen Abschnitt des Plasmas eindringt, welcher an der Peripherie die kontraktile Substanz liefert, läßt uns annehmen, daß der Kern einen gewissen Reiz auf das umgebende Plasma ausübt und die Umbildung desselben in die kontraktile Substanz zum Teil wenigstens bedingt.

Die Muskelsubstanz erscheint also in Gestalt eines Bandes, das aus zwei parallel verlaufenden Lamellen besteht, welche distal mit ihren Rändern zusammenhängen, zentral dagegen frei sind. Wir haben es also, mit einem Worte, mit einer nicht ganz geschlossenen Röhrenmuskelfaser zu tun; dieselbe ist seitlich abgeplattet und längs einer Seite (zentral) mit einem Schlitz versehen, vermittels welchen das zentrale Plasma mit dem außerhalb der kontraktilen Substanz sich befindenden und die Kerne enthaltenden Plasma kommuniziert. Wir können solche Muskelfasern anstatt »röhrenförmige« — »rinnenförmige« nennen. Wenn man in Querschnitten die Kerne trifft, so sieht man, wie zwischen die beiden Lamellen der rinnenförmigen Faser die keilförmigen Kernfortsätze eindringen, wenn aber der Querschnitt zwischen den benachbarten Kernen ausgefallen ist, so sieht man die Rinnenfaser in Gestalt einer seitlich stark zusammengedrückten, hufeisenförmigen Figur mit einem engen Streifen von Sarkoplasma im Zentrum, aber ohne Verbindung mit einem kernhaltigen Abschnitt des Muskelelements. In Fig. 32 sieht man nämlich verschiedenartig getroffene Muskelelemente in Querschnitten, welche das oben Gesagte illustrieren.

Im weiteren Verlaufe des Differenzierungsprozesses der rinnenförmigen Muskelfasern kann man folgende, sehr interessante Momente unterscheiden. Erstens verdickt sich die Schicht der kontraktilen Substanz, weshalb das zentrale Sarkoplasma einen immer dünneren Streifen bildet, wobei an manchen Fasern die beiden Lamellen fast gänzlich zusammenstoßen, so daß an Querschnitten nur bei starken Vergrößerungen die Grenze zwischen denselben in Gestalt eines hellen, äußerst dünnen Streifchens zu sehen ist. Zweitens wachsen die beiden Lamellen nicht nur in der Länge, sondern auch in proximodistaler Richtung (dorsoventral), so daß sie eine immer größere Breite erreichen. Man vergleiche z. B. die Breite der beiden Lamellen (im Querschnitt) in Fig. 32 bei *B* und bei *A*, wo dieselbe dreimal so groß ist, als in manchen Zellen in *B*.

Drittens in dem Maße, als die Lamellen in die Länge und in die Breite wachsen, wachsen auch in proximodistaler (dorsoventraler) Richtung diejenigen plasmatischen Teile der jungen Muskelbandfasern, die die Kerne enthalten und am zentralen (proximalen) Rande dieser letzteren sich befinden, so daß endlich mit dem zentralen Sarkoplasma der rinnenförmigen Faser, an derjenigen (zentral gerichteten) Seite, wo die Rinne offen ist, nur äußerst dünne, fadenförmige Plasmastreifchen zusammenhängen, welche in die die birnförmigen Kerne enthaltenden Abschnitte des Zellenleibes direkt übergehen. Die die Kerne umgebende Plasmaschicht ist so dünn, daß an vielen Präparaten, an Querschnitten durch die Muskelbandfaser, welche den Kern getroffen haben, folgendes Bild sich darstellt: hufeisenförmige, stark abgeplattete, aus zwei Hälften bestehende, oben offene, kontraktile Faser; in der Mitte, zwischen beiden Hälften ein enges Streifchen von hellem Sarkoplasma, welches nach oben (zentral) in einen dünnen, langen plasmatischen Faden übergeht, mit welchem am Ende ein birnförmiger Kern zusammenhängt (vgl. die Fig. 32 *A*). Da diese plasmatischen Fäden in etwas ungleichen Richtungen (obwohl sie im allgemeinen dorsoventral gerichtet sind) verlaufen und oft einen etwas geschlängelten Verlauf aufweisen, so bekommt man deshalb an Schnitten nur selten solche schöne und lehrreiche Bilder, wie diejenigen in Fig. 32 *A*; sehr oft bekommt man dagegen Bilder, aus welchen der Zusammenhang der kernhaltigen Zellenabschnitte mit der Bandfaser nicht ersichtlich ist und es scheint, als ob die fadenförmigen Verlängerungen der Zellen mit birnförmigem Kern frei zwischen den eigentlichen Muskelbandfasern endigen, wie in Fig. 32 *C*.

In dem Maße, als diese fadenförmigen Protoplasmafortsätze sich verlängern, unterliegen die keilförmigen Chromatinfortsätze der Kerne, welche so stark entwickelt waren, einer allmählichen Reduktion, so daß sie endlich wieder so klein und unansehnlich werden, wie im ersten Stadium der Entwicklung der Muskelzellen, wobei sie aber ihre birnförmige Gestalt und am unteren, verengten (distalen) Ende gewöhnlich eine kleine chromatische Verdickung behalten.

Endlich erfolgt in den beiden Lamellen der Muskelfaser eine Differenzierung der bis jetzt homogenen Substanz in Fibrillen und in eine interfibrilläre Substanz, und zwar gleichzeitig in der ganzen Länge der Muskelfaser. An Querschnitten beobachtet man, daß die bisher homogene Rindensubstanz des distalen Zellenabschnittes, d. h. die Substanz der beiden Lamellen in hellere und dunklere, sehr feine Streifchen zerfällt, was bei sehr starken Vergrößerungen an Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind, sehr klar hervortritt (was in Fig. 32 *A* zu sehen ist). Diese Streifchen sind nun der Ausdruck des Vorhandenseins einer Schicht von Fibrillen in jeder Lamelle, die durch interfibrilläres Plasma abgegrenzt sind; die Fibrillen erscheinen hier also in Gestalt von feinen, abgeplatteten Bildungen, die in Querschnitten eben als Streifchen hervortreten. Die Querschnitte zeigen uns nun weiter, daß die Fibrillen wenigstens teilweise radiär angeordnet sind, aber die radiäre Anordnung derselben im Verhältnis zum zentralen Sarkoplasma ist hier, infolge einer größeren Breite (in dorsoventraler Richtung) der Lamellen, einer größeren Dünnheit derselben und einer viel spärlicheren Entwicklung des zentralen Sarkoplasmas im Vergleiche zu denselben Bildungen in den longitudinalen Muskeln vieler andrer Anneliden, z. B. der Enchyträiden, unvergleichlich schwieriger zu konstatieren, als in den Muskeln dieser letzteren, welche ich z. B. in Fig. 25 meiner Enchyträidenarbeit (I. Teil) dargestellt habe.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung der sich regenerierenden, longitudinalen Bandmuskelfasern bei *Nerine* und *Amphiglene* stellen also eine fast vollkommene Bestätigung meiner früheren Untersuchungen über die Regeneration der longitudinalen Muskelfasern bei den Enchyträiden dar und zeigen gleichzeitig, daß hier und dort derselbe allgemeine Plan in ihrer histologischen Differenzierung vorhanden ist, in welcher Hinsicht meine Beobachtungen auch mit den schönen Untersuchungen von Hesse (12) im Einklang stehen. Und zwar war ich imstande, die Beobachtungen von Hesse zu bestätigen, daß bei *Friedericia* sowohl in der inneren, wie auch in der äußeren Lage der longitudinalen Muskelfasern der Leibeswand die Rindensubstanz an den zentralen Rändern der Muskelbänder offen ist, und daß hier das Sarkoplasma der Fasern mit dem Plasma großer, kernhaltiger Zellen zusammenhängt. Sowohl bei den Enchyträiden wie auch bei den von mir untersuchten Polychäten sind also die Muskelfasern nicht röhrenförmige, sondern halbröhrenförmige oder rinnenförmige Bildungen. Bei den Enchyträiden habe ich zwar niemals gesehen, daß die zentralen kernhaltigen Zellenabschnitte der Muskelfasern vermittels äußerst dünner plasmatischer Fäden mit den distalen, die kontraktile Substanz enthaltenden Abschnitten zusammenhängen, aber in beiden Fällen findet eine Differenzierung in die beiden Abschnitte (die zentralen mit den Kernen und die distalen mit Muskelsubstanz) statt. Bei den Enchyträiden habe ich keine keilförmigen Chromatinfortsätze der Kerne beobachtet, die bei den von mir beschriebenen Polychäten so schön hervortreten. Aber es ist interessant, daß auch bei der Regeneration der Muskeln bei den Enchyträiden die erste Differenzierung der kontraktilen Substanz in der unmittelbaren Nähe der Kerne beginnt und von da an gegen den distalen Abschnitt der muskelbildenden Zellen fortschreitet. Wir sehen also, daß auch hier, obwohl die genannten keilförmigen Kernfortsätze fehlen, ein gewisser Reiz seitens des Kernes angenommen werden muß, der vielleicht die Differenzierung der kontraktilen Substanz wenigstens teilweise bedingt. Auch darin stehen meine früheren Untersuchungen bei den Enchyträiden und diejenigen von Hesse mit den hier angeführten Tatsachen im Einklang, daß die Fibrillen in der corticalen Substanz der Muskelfasern radiär angeordnet sind, und an Querschnitten eine radiäre Streifung dieser Rindensubstanz bedingen (vgl. die Fig. 18, 23, 25 meiner Enchyträiden-Arbeit, I. Teil, 1901). In die histologischen Details im Baue der longitudinalen Muskelfasern bei den Anneliden im allgemeinen können wir an dieser Stelle nicht eingehen, da dies nicht unmittelbar mit unserm Thema zusammenhängt (vgl. die betreffenden Arbeiten von Cerfontaine [5], Rohde [32], Bock [3] usw.).

Wir müssen hier noch hinzufügen, daß wir die obigen Tatsachen, welche die Regeneration der Longitudinalmuskulatur der Leibeswand betreffen, sowohl bei *Nerine*, wie auch bei *Amphiglene* beobachtet haben, aber dieselben treten unvergleichlich klarer bei *Nerine cirratulus*, als bei der andern von uns untersuchten Art hervor, und zwar infolgedessen, daß bei der ersteren Art die histologischen Elemente überhaupt viel größer sind. Wir haben oben speziell die Verhältnisse beschrieben, welche in der ventrolateralen longitudinalen Leibesmuskulatur hervortreten, wir müssen aber hinzufügen, daß wir ganz dieselben Verhältnisse auch in der dorsalen Longitudinalmuskulatur der Leibeswand beobachtet haben.

X. Die Regeneration der zirkulären Muskulatur der Leibeswand.

Was die Neubildung von zirkulären oder speziell bei *Nerine* mehr schief verlaufenden Muskelfasern der Leibeswand und der Muskulatur der Scheidewände (Septa) anbetrifft, so kann ich zunächst im allgemeinen mitteilen, daß auch dieselben ectodermalen Ursprungs sind, obwohl sie nicht in solchem innigen Zusammenhange mit der Bauchmarkanlage stehen, wie die longitudinale Muskulatur der Körperwand.

Was nun zuerst die Regeneration der zirkulären Muskelfasern anbetrifft, so kann ich auch in dieser Hinsicht meine früheren diesbezüglichen Beobachtungen bei den Enchyträiden im allgemeinen bestätigen, und zwar: diese Muskeln entstehen in situ aus Ectoderm, aber im Gegensatze zu den longitudinalen und dorsoventralen Muskeln (Septalmuskeln) entstehen sie nicht aus Zellen, die aus dem Ectoderm heraustreten und in die Leibeshöhle einwandern, sondern im Ectoderm selbst, in der tiefen Schicht desselben.

Auf einen gewissen Unterschied zwischen der Art und Weise der Regeneration der longitudinalen und zirkulären Muskulatur der Anneliden hat schon Hepke (l. c.) hingewiesen. Während er nämlich (bei den Naiden) die longitudinalen Muskeln der Körperwand samt denjenigen der Dissepimente und Borstensäcke von einer ursprünglich gemeinschaftlichen Anlage ableitet, und zwar von paarigen Mesodermplatten, welche ihrerseits ectodermalen Ursprungs sind, so stellt er diesen Bildungen die zirkuläre Muskulatur gegenüber, als eine solche, die direkt aus dem Ectoderm sich entwickelt, und zwar aus speziellen, aus dem Ectoderm heraustretenden und der inneren Oberfläche desselben sehr dicht sich anlegenden Zellen. Wir werden nun unten sehen, daß bei den von uns untersuchten Polychäten die zirkuläre Muskulatur gleicherweise einen speziellen, nur ihr eigentümlichen Entwicklungsgang bei der Regeneration aufweist, und daß derselbe der Entwicklungsweise der longitudinalen Leibesmuskulatur gewissermaßen gegenübergestellt werden kann. Bei den Polychäten nimmt die zirkuläre Muskulatur ihren Anfang nicht aus einzelnen, aus dem Ectoderm heraustretenden Zellen, sondern sie entsteht in situ aus dem Ectoderm selbst, und zwar aus der tiefen Schicht desselben. Interessant ist die Äußerung Michels (21), der schon einen sehr innigen Zusammenhang der zirkulären Muskulatur mit der Epidermis der Regenerationsknospe anerkannt hat. Er sagt nämlich: »Les fibres musculaires, surtout transverses, sont en connexion avec les cellules épidermiques. . . Les muscules circulaires étant voisins de l'épiderme, leur dérivation ectodermique est plus manifeste.« Obwohl er diesen innigen Zusammenhang anerkannte und die Abstammung der betreffenden Muskeln vom Ectoderm vermutete, hat er jedoch keine entsprechenden tatsächlichen Beweise angeführt. Iwanow (15), der in seiner Arbeit so viel Platz der Regenerationsfrage der Muskulatur beim *Lumbriculus* geopfert hat, hat die Frage über den Ursprung der Ringmuskulatur der Leibeswand nicht gelöst. Er sagt nur, daß die ersten Ringmuskelelemente bereits in noch sehr jungen Regenerationsknospen erscheinen, und daß sie wahrscheinlich aus der Wand des Cölomsackes entstehen; zu dieser letzteren Meinung führten ihn aber keine direkten Beobachtungen, sondern Erwägungen von mehr theoretischer Natur. Er meint nämlich, daß, obwohl nach einigen Autoren, die die Embryonalentwicklung der Polychäten (z. B. E. Meyer) und des *Lumbriculus* (Bergh, Vejdovský) untersucht haben, die Ringmuskulatur aus dem Ectoderm entsteht und genetisch unabhängig von Mesodermstreifen ist, dies in keiner Weise der Möglichkeit einer Auffassung entgegentrete, wonach bei *Lumbriculus* und vielen andern Limicolen, welche Seitenlinien besitzen, die Ringmuskulatur auf Kosten des somatischen Blattes der Cölomsäcke entstehen könnte, indem sich die Ringmuskeln dieser Würmer ihrem Bau nach scharf von den gleichen Muskeln der Polychäten und Lumbriciden (welche der Seitenlinien entbehren) unterscheiden, und sogar mehr an die Muskelzellen der Längsmuskulatur erinnern. Bei den Enchyträiden, die jedoch auch Seitenlinien besitzen, und bei denen in der normalen Embryonalentwicklung die zirkulären Muskelfasern wahrscheinlich als Produkte der Seitenlinienzellen sich entwickeln, werden dieselben bei der Regeneration, nach meinen Untersuchungen, zum größten Teil von Ectodermzellen gebildet, und zwar besitzen die allerersten zirkulären Muskelfasern einen solchen Ursprung, und nur in ganz späten Stadien verdankt eine Anzahl von solchen Muskelfasern den Seitenlinienzellen ihre Entstehung.

Sei es wie es sei, es entsprechen also die Regenerationsverhältnisse der zirkulären Muskelfasern bei den Polychäten den embryonalen Verhältnissen (E. Meyer).

Was die Art und Weise der Regeneration der zirkulären Muskulatur bei den von mir untersuchten Polychäten anbelangt, so muß ich zuerst die Aufmerksamkeit des Lesers darauf lenken, daß das neugebildete Hautepithel des Regenerationskegels in eine oberflächliche und tiefere Schicht differenziert ist, was ich besonders bei *Nerine cirratulus* klar beobachten konnte.

In den hohen zylindrischen Epithelzellen des Regenerationskegels der *Nerine* liegen die Kerne überhaupt in verschiedenen Höhen, weshalb die Epidermis auf Schnitten mehrschichtig zu sein scheint. Man kann sich aber leicht überzeugen, daß die hohen Zylinderzellen eine einzige Schicht bilden, und daß alle Zellen derselben die Cuticula erreichen, obwohl ihre Kerne auf verschiedenem Niveau liegen und die Zellen selbst verschiedene Höhe erreichen. Aber unterhalb dieser Schicht sieht man kubische Zellen mit Kernen, deren lange Achsen größtenteils parallel der Körperwand sich einstellen, während diejenigen der äußeren Schicht senkrecht zur Oberfläche der Körperwand gerichtet sind. Diesen Gegensatz in der Lage der Kerne sehen wir z. B. in Fig. 32. Sonst unterscheiden sich die Kerne dieser tieferen Schicht durchaus nicht von denjenigen der äußeren Schicht; sie sind oval, enthalten ein oder zwei Kernkörperchen und viele Chromatinkörnchen, welche hauptsächlich an der Peripherie in größerer Anzahl dicht angehäuft sind. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen dieser tieferen Schicht sind nur eine sehr kurze Zeit unterscheidbar, bald werden sie mehr oder weniger verwischt, und jedenfalls treten sie niemals so klar hervor, als zwischen den Zellen der äußeren, aus hohen Elementen bestehenden Epidermisschicht.

Aus der Tatsache aber, daß die Grenzen zwischen den tieferen Ectodermzellen des Regenerationskegels in einem gewissen Stadium nicht bemerkbar sind, und daß an Oberflächenpräparaten eine ziemlich reguläre, reihenartige (quer zur Längsachse des Kegels) Anordnung dieser Zellen zu beobachten ist, schließe ich, daß diese Zellen in der queren Richtung reihenartig zusammenfließen. In solchen aus einer Anzahl von Zellen entstandenen Elementen differenziert sich nun im Plasma die kontraktile Substanz, wie es z. B. in Fig. 32 dargestellt ist, wo in der tiefen Schicht des Ectoderms zirkuläre Muskelfibrillen (die genannte Figur stellt einen Teil eines Querschnittes durch den Regenerationskegel der *Nerine* dar) klar hervortreten.

An Längsschnitten erscheinen diese Fibrillen als Pünktchen, welche in der tiefen Plasmaschicht unter der Schicht der hohen Epidermiszellen hervortreten und bei der Anwendung von Hämatoxylin-Eosin sich kupferrötlich, bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin violett oder schwärzlich tingieren (vgl. die Fig. 33 und 34).

Ich muß noch eine interessante Tatsache mitteilen. Und zwar, außer dieser, auf die obige Weise entstehenden, allgemeinen, zirkulären Muskelfaserschicht, tritt noch in einem jeden Segmente des Regenerationskegels der *Nerine* ein mehr oberflächlicher Streifen von zirkulären Muskelfasern hervor, wie mir scheint aber nur ausschließlich an der Dorsalseite des Kegels. An der ventralen Seite dieses letzteren habe ich vergebens diese zweite Schicht von zirkulärer Muskulatur gesucht.

In Fig. 12 (sagittaler Schnitt durch den Regenerationskegel von *Nerine cirratulus*, 23 Tage nach der Operation) sehen wir in den zwei vordersten, d. i. am meisten differenzierten Segmenten des Regenerationskegels, und zwar an der dorsalen Seite desselben je eine Gruppe von zirkulären Muskelfasern, welche unabhängig von der allgemeinen, zirkulären Muskelfaserschicht unter der Epidermis liegt (*C.Mb*). Später differenzieren sich solche Bildungen an der Dorsalseite eines jeden, bis zu dem jüngsten, d. h. am nächsten dem Aftersegmente liegenden Segments des Regenerationskegels.

In Fig. 33 ist bei stärkerer Vergrößerung ein Teil der Dorsalwand des Regenerationskegels von *Nerine* an einem Sagittalschnitte dargestellt, wo zwischen dem Epithel und der allgemeinen zirkulären Muskelfaserschicht eine spezielle Gruppe von den erwähnten zirkulären Muskelfasern liegt. Wir sehen in dieser Gruppe außer den durchschnittenen Muskelfasern drei Kerne vorhanden, von charakteristischer, birnförmiger Gestalt. Sie erinnern lebhaft an die Kerne, welche wir bei der Bildung der longitudinalen Muskelfasern der Leibeswand gesehen haben, und zwar findet man am verengten, distal gerichteten Pole derselben einen kleinen, keilförmigen, aus Chromatin bestehenden Fortsatz, weshalb man annehmen kann, daß vielleicht auch diese Muskelfasern auf eine ähnliche Weise entstehen wie diejenigen der longitudinalen Muskulatur, was ich jedoch näher zu ergründen nicht imstande war. Jedenfalls erreichen diese Fasern niemals eine solche Breite wie die longitudinalen, und niemals sind hier die keilförmigen Kernfortsätze so ansehnlich; auch niemals treten hier die charakteristischen fadenförmigen Plasmabildungen, die in den sich regenerierenden longitudinalen Muskelfasern die kontraktilen Abschnitte der Fasern mit den Kernen verbinden (s. oben), auf.

Sehr wichtig aber ist für uns die Tatsache, daß diese zirkulären Faserbündel tief im Ectoderm selbst liegen, daß sie seitlich von den Basalteilen der benachbarten Epithelzellen begrenzt sind, und daß ihre ectodermale Herkunft keinem Zweifel unterliegen kann.

Wir sehen also, daß auch die zirkuläre Muskulatur der Leibeswand dem Ectoderm ihre Entstehung verdankt, daß sie sich, so zu sagen, in situ aus den tiefen Zellen der Ectodermschicht entwickeln, und daß in dieser Hinsicht ein nicht unwichtiger Unterschied in der Regeneration beider Arten von Muskulatur der Leibeswand vorhanden ist.

XI. Die Regeneration der Leibeshöhle, des Cölomepithels und der Muskulatur der Scheidewände.

In frühen Stadien, nach dem vollständigen Verschluß der Wunde, treten viele einzelne Zellen von mesenchymatischem Charakter aus dem regenerierten Ectoderm heraus und sammeln sich in größerer Anzahl in der Leibeshöhle. Sie liefern den größten Teil der Peritonäalschicht, und zwar sowohl der parietalen, wie auch der visceralen, und der peritonäalen Bekleidung der Scheidewände. Daß aber diesen Elementen ectodermalen Ursprungs sich teilweise auch alte mesodermale Elemente aus dem intakten Leibesabschnitte des Wurmes, und zwar in erster Linie aus dem alten Peritonäum gesellen — das unterliegt keinem Zweifel, und ich werde unten Tatsachen anführen, welche das oben Gesagte beweisen.

Die allerersten ectodermalen Elemente, von welchen oben die Rede war, treten aus dem regenerierten Ectoderm der Wunde rings um die primäre Mund- resp. Afteröffnung heraus, wobei die immer hinzutretenden Elemente nach hinten, resp. nach vorn in die Leibeshöhle verdrängt werden und ein mehr oder weniger zusammenhängendes, mesenchymatisches Gewebe bilden.

In Fig. 7 sehen wir z. B. in der Nähe der primären Analöffnung Gruppen von lose liegenden Zellen in unmittelbarer Nähe des Ectoderms, und zum Teil noch in einem innigen Zusammenhang mit diesem letzteren. Das Heraustreten dieser Elemente findet am meisten in der Gegend der Ventralseite des Regenerationskegels statt; dorsal vollzieht sich dieser Prozeß unvergleichlich schwächer, und an den meisten Präparaten konnte ich denselben hier gar nicht konstatieren.

Noch interessantere Bilder finden wir am Vorderende des Körpers, in den sich regenerierenden Kopfsegmenten. So sieht man z. B. in Fig. 19 (Sagittalschnitt durch das Kopfregenerat einer *Amphiglene*, 3 Tage nach der Operation), daß in der Nähe der primären Mundöffnung viele einzelne Zellen aus dem Ectoderm heraustreten, und zwar größtenteils auf die Weise, daß sie sich verlängern, spindelförmig werden, und indem der verdickte, kernhaltige, mittlere Abschnitt der Zelle aus dem Verbande der Epidermiszellen heraustritt, bleibt noch das periphere Ende der Zelle zwischen den andern benachbarten Zellen eine Zeitlang keilförmig sitzen, um sich allmählich gänzlich loszulösen.

Die so heraustretenden Zellen nehmen bald mehr oder weniger verästelte Gestalt an und bilden in der Leibeshöhle ein sehr charakteristisches, lockeres, mesenchymatöses Gewebe, wobei sie sich sehr oft mit ihren Ausläufern verbinden und so eine Art adenoiden Gewebes darstellen. Solches Gewebe sehen wir z. B. in Fig. 26, wo in der Leibeshöhle der beiden Kopflappen (horizontal durchschnittenen) teilweise netzartig verbundene, teilweise aber auch ganz frei liegende Zellen zu sehen sind, welche nahe der Peripherie des Regenerats mit den basalen Ausläufern der Ectodermzellen hier und da verbunden sind. In vielen Zellen dieses Gewebes findet man karyokinetische Kernteilungsfiguren, was darauf hinweist, daß die Zellen, nachdem sie sich schon vom Ectoderm abgetrennt haben, ihrerseits weiter sich vermehren und somit zur Vergrößerung der Zahl der Elemente beitragen.

In Fig. 35 sieht man gleichfalls in der unmittelbaren Nähe eines horizontal durchschnittenen, großen Blutgefäßes mesenchymatisches Gewebe, welches aus verästelten oder spindelförmigen Zellen besteht, die ganz allmähliche Übergänge zu den Elementen derjenigen (an der einen Seite der Abbildung dargestellten) Anhäufung aufweisen, welche mit dem Ectoderm noch zusammenhängt und aus der energischen Wucherung desselben entstanden ist; diese Wucherung sieht man noch am betreffenden Präparate, und zwar in der Nähe der hinteren Grenze der beiden Kopflappen.

Wir sehen also, daß das charakteristische Gewebe der Leibeshöhle des Regenerationskegels in großem Maße dem Ectoderm ihre Entstehung verdankt. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß diesem Gewebe auch eine Anzahl von Zellen sich gesellt, die aus den alten Partien des Wurmkörpers stammen. Ich stütze mich dabei auf die folgenden Tatsachen. Schon 24 Stunden nach der Operation, wenn der durchschnittene Darm das oben erwähnte entodermale, bewimperte Schildchen gebildet hat und die Ränder desselben mit den Rändern der durchschnittenen Leibeswand zusammengewachsen sind, kann man folgende sehr interessante Verhältnisse beobachten, welche in Fig. 48 dargestellt sind (sagittaler Schnitt durch das Hinterende der *Amphiglene mediterranea*, 24 Stunden nach der Operation; der Schnitt stammt von einer lateralen Partie des Wurmkörpers, weshalb hier keine Analöffnung sichtbar ist, und da er die laterale Wand des Hinterdarmes getroffen hat, ist auch kein Darmlumen bemerkbar; an benachbarten Schnitten sieht man das eine und das andre). Wir bemerken also zuerst, daß an den Durchschnittsstellen der Leibesmuskulatur sich sehr viele Zellen in der parietalen Schicht des Peritonäums ansammeln; indem dann die einen rundlich-oval bleiben, nehmen die andern eine mehr verlängerte, spindelförmige Gestalt an und wandern nach hinten, um eine Lage unter dem Epithel der Wundfläche zu bilden; die Zellen dieser Lage (sie bilden zwei oder drei Schichten) sind teilweise spindelförmig, teilweise verästelt; je weiter nach hinten, desto lockerer liegen sie.

Zweitens (Fig. 48) kann man auch bemerken, daß viele Zellen der visceralen Schicht des Peritonäums nach hinten rücken und samt den Blutgefäßen des Darmes, die knapp unter der neugebildeten Wand der Wundfläche sich hinziehen, nach hinten übergehen und teilweise mit den Zellen, die aus der parietalen Schicht stammen, ein lockeres zusammenhängendes Gewebe bilden, das den hintersten Abschnitt der Leibeshöhle ausfüllt. Endlich unterliegen auch viele peritonäale Zellen der Scheidewände (Septa), und zwar vor allem der letzten Scheidewand des alten Körperabschnitts einer ähnlichen Translokation; sie trennen sich von andern benachbarten Zellen ab, werden rundlich oder schwach verästelt und wandern in die Leibeshöhle des hintersten Körperabschnittes, indem sie sich den andern, oben erwähnten Zellen beimischen. In Fig. 48 sieht man einige solche sich ablösende Zellen an der ventralen Abteilung eines Dissepiments.

Eine solche allmähliche Anhäufung von mesodermalen Elementen in der Leibeshöhle des Regenerats tritt also sehr früh auf, bevor noch die erwähnte Proliferation des Ectoderms beginnt. Solche Zellen, mesodermalen (peritonäalen) Ursprungs sehen wir auch in Fig. 4, d. h. am 3. bis 4. Tage nach der Operation und zwar in der nächsten Nachbarschaft des Epithels der Wunde und der primitiven Analöffnung.

Wenn etwas später die Proliferation des Ectoderms beginnt, wie wir es oben beschrieben haben, häuft sich in größerem Maße das erwähnte Gewebe, von mesenchymatischem Charakter, in der Leibeshöhle des Regenerats an und dann ist es schon unmöglich, die Elemente des einen oder des andern Ursprungs voneinander zu unterscheiden. Da jedoch die Proliferation der Zellen auf Kosten des alten Peritonäums verhältnismäßig früh aufhört und die Bildung der betreffenden Elemente infolge der Proliferation des Ectoderms noch ziemlich lang in großem Maße vor sich geht, so resultiert aus diesen Verhältnissen, daß die größte Mehrzahl der Elemente, welche neue peritonäale Organe in dem Regenerationskegel bilden, dem Ectoderm ihre Abstammung verdankt. Wir werden alle diese Gewebe sowohl des ectodermalen, wie auch des mesodermalen Ursprungs kurzweg als »Cölomgewebe« bezeichnen.

Dasselbe stellt anfangs eine lockere Zellenanhäufung dar, welche die Leibeshöhle ausfüllt, während es aber im Schwanzregenerate bald etwas mehr zusammengedrängt wird, zeigt es im Kopfregenerate länger ein lockereres Gefüge, da hier in ihm sehr bald zahlreiche Höhlungen und Spalten erscheinen.

Im Hinterregenerate füllt dieses Gewebe zuerst die Höhle des halbkugelförmigen Analsegments aus, indem es sehr bald eine innere, peritonäale Auskleidung derselben bildet. In Fig. 12 sieht man nämlich das Cölomgewebe im genannten Segment.

Bei der Regeneration des hinteren Körperabschnitts bleibt das Cölomgewebe an der vorderen Grenze des Analsegments eine längere Zeit viel mehr kompakt als an andern Stellen und es bildet hier beiderseits des Darmes näher der Bauchseite des Regenerationskegels paarige Zellanhäufungen. An dieser Stelle, also unmittelbar vor dem Analsegment hat das Ectoderm die größte Proliferationsfähigkeit und zwar hauptsächlich an der Ventralseite des Kegels, beiderseits der Bauchmarkanlage und der innig mit ihr verbundenen Muskelanlage. In dem Maße, als der Regenerationskegel wächst, sammelt sich hier deshalb immer mehr das Cölomgewebe, wobei das gebildete Gewebe immer mehr nach vorn rückt, indem es von den neu hinzutretenden Zellen verdrängt wird.

Die vor dem Analsegment angehäuften Zellen des Cölomgewebes, die hier am längsten mit dem Ectoderm zusammenhängen, nehmen ovale oder spindelförmige Gestalten an und ordnen sich sehr früh in Reihen, welche in dorsoventraler Richtung parallel untereinander in den transversalen Flächen des Körpers verlaufen und so die Anlagen der sehr dicht zusammengedrängten, künftigen Septa darstellen. Indem nun hinten die Anlage eine längere Zeit undifferenziert bleibt und nur diese parallele Queranordnung der Zellen aufweist, unterliegt sie vorn einer weiteren Differenzierung, und zwar am frühesten ganz vorn an der Grenze mit den hinteren intakten Segmenten des Leibes. Die allmähliche Differenzierung des Gewebes, d. h. die Ausbildung der Leibeshöhle mit ihrer definitiven Auskleidung und mit den Scheidewänden, schreitet also in der Richtung von vorn nach hinten, wo an der Grenze mit dem Analsegment, unmittelbar vor demselben, die ectodermalen Bildungsstätten des noch undifferenzierten Cölomgewebes am längsten sich bewahren. Die Differenzierung besteht darin, daß sich ein Teil der Zellen des Cölomgewebes der Leibeswand, ein andrer der Darmwand innig anlegt und so die Splanchnopleura und Somatopleura bildet, während noch andre Zellen die Scheidewände bilden, wobei dies alles gleichzeitig vor sich geht.

Zur Illustration des Obengesagten möge die Fig. 12 dienen, welche einen Sagittalschnitt durch den Regenerationskegel von *Nerine cirratulus* 23 Tage nach der Operation darstellt. Wir sehen hier vor dem halbkugelförmigen Analsegment im Zusammenhang mit dem Ectoderm der Bauchwand eine Menge Zellen des Cölomgewebes, die in die erwähnten, parallelen, dicht zusammengedrängten Reihen angeordnet sind (da dieser sagittale Schnitt aus einer lateralen Körperpartie stammt, sieht man deshalb nicht den Darm). Während hinten, vor dem Analsegment, die Septalanlagen dicht zusammengedrängt sind, sieht man dagegen in mehr vorderen Abschnitten des Regenerationskegels, daß sich die einzelnen Segmente schon differenziert haben, die Scheidewände stehen weit voneinander entfernt, eine jede besteht aus zwei Zellenlagen (die vordere und hintere epitheliale Wand eines jeden Somiten) und geht oben und unten in das parietale Blatt des Peritonäums über (an Präparaten derselben Serie, in welchen der Darm sichtbar ist, sieht man auch eine sehr gut ausgesprochene viscerale Schicht des Peritonäums).

Einige interessante Details des oben beschriebenen Sagittalschnittes sind in Fig. 34 dargestellt (ein Teil des Präparates Fig. 12 bei starker Vergrößerung). Wir sehen hier Teile der drei Dissepimente, in welchen Muskelzellen in der Mitte und zwei Lagen des cölomatischen Epithels von außen entwickelt sind; das Epithel geht in das parietale Blatt des Peritonäums über, unter welchem longitudinale Muskeln der Körperwand verlaufen. Hinter diesen Dissepimenten sehen wir ein viertes, welches noch wenig differenziert ist und mit dem Ectoderm innig zusammenhängt. Man sieht nämlich, wie die einzelnen, stark verlängerten Zellen der Epidermis in dieses Septum übergehen, und in diesem letzteren ist es noch schwer die Muskelelemente von dem Cölomepithel zu unterscheiden. Noch weiter nach hinten sieht man eine Anzahl von parallel verlaufenden Zellenreihen, die auch mit dem Ectoderm innig zusammenhängen und junge, noch undifferenzierte Anlagen der hinteren Scheidewände oder richtiger der hinteren Somite darstellen. Wir haben somit in Fig. 12 und 34 den Zusammenhang der jungen Scheidewändeanlagen mit dem Ectoderm gesehen, und zwar in den jüngsten Partien des Regenerationskegels, d. h. unmittelbar vor dem Analsegment, wo eine Art Wucherungszone existiert; die entsprechenden Präparate sind Sagittalschnitte. Um jedoch diesen Zusammenhang besser kennen zu lernen, ist es sehr nützlich, auch Querschnitte durch diese Gegend des Regenerationskegels bei stärkeren Vergrößerungen zu untersuchen.

In Fig. 36[1] ist nun ein Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Regenerationskegels einer *Nerine*, 28 Tage nach der Operation, abgebildet. Die Abbildung stellt einen ventrolateralen Teil der Leibeswand dar, wobei die äußere Fläche der Darmwand nur mit einfacher Linie (oben) bezeichnet ist. Der Schnitt hat augenscheinlich die Anlage einer Scheidewand (Septum) getroffen. Wir sehen hier, daß vom Ectoderm der ventrolateralen Wand des Körpers ganze Reihen, sozusagen ganze Züge von Zellen heraustreten, wobei mitotische Kernteilungsfiguren im Ectoderm auf eine energische indirekte Vermehrungsweise der Elemente dieses letzteren hinweisen. Es ist nun sehr interessant, daß die Kerne der aus dem Ectoderm heraustretenden und gegen die Leibeshöhle einwandernden Zellen nicht bloß mitotisch, sondern auch in großem Maße auf direktem Wege sich vermehren. Man kann leicht die verschiedenen Stadien ihrer Teilung an einem und demselben Präparat beobachten, sie verlängern sich stark, enthalten je zwei Kernkörperchen, bekommen eine mittlere Verengung, werden also biskuitförmig, andre nehmen nierenförmige Gestalten an und sind nur auf der einen Seite mit einer tiefen Furche versehen. Alle diese Bilder beweisen einen energischen direkten Teilungsprozeß dieser Elemente, welcher, wie erwähnt, neben dem indirekten stattfindet. An dem hier abgebildeten Präparat (Fig. 36) waren vielfach die Grenzen zwischen den eingewanderten Zellen nicht unterscheidbar, und ich meine deshalb, weil es sich hier um langgestreckte, mehrkernige Zellen, oder richtiger ganze Kernreihen enthaltende Zellen handelt, die sehr wahrscheinlich Anlagen der Muskulatur der Scheidewände darstellen. Am betreffenden Präparat sieht man an einer Stelle im Zusammenhang mit den Kernreihen eine Anhäufung von verhältnismäßig kolossalen Zellen, mit sehr großen Kernen und stark entwickelten Kernkörperchen. Was diese Zellenanhäufung, die mit der Septumanlage innig zusammenhängt, bedeuten soll, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; ich halte aber für sehr wahrscheinlich, daß es eine Nierenanlage ist. Ich habe hier aber die Entwicklung der Nephridien, deren Regeneration ich in meiner Enchyträidenarbeit näher untersuchte, nicht studiert und halte diese Bildung für eine Nephridiumanlage nur deshalb, weil ich mich auf ähnliche Bilder stütze, die ich bei der Untersuchung der Enchyträidenregeneration erhalten habe.

---

[1] Die Abbildung wurde so auf der Tafel reproduziert, daß die Bauchseite des Präparates nach links, die laterale, äußere Seite nach unten gerichtet ist.

Wir haben gesehen, daß die allmähliche weitere Differenzierung des schon vorhandenen Cölomgewebes in der Richtung von vorn nach hinten fortschreitet, also in ähnlicher Weise wie die Differenzierung der Mesodermstreifen bei der ontogenetischen Entwicklung der Anneliden (z. B. beim *Polygordius* nach HATSCHEK) vor sich geht. Diese Differenzierung besteht, wie bei der ontogenetischen Entwicklung, darin, daß sich in dem Gewebe paarige Höhlungen ausbilden, die cölomatischen Somite, welche mit ihren vorderen bzw. hinteren Wänden zusammenstoßen, die parietale und viscerale Auskleidung des Cöloms bilden und endlich dem Mesenterium den Anfang geben. Diese Ausbildung von mesodermalen Somiten in dem Regenerationskegel von *Nerine* tritt an horizontalen Längsschnitten sehr schön hervor, wie es die Fig. 39 darstellt (6 Wochen nach der

Operation). Wir sehen hier, daß hinter der letzten, alten Scheidewand fünf neugebildete, im Regenerationskegel jederseits des Darmes liegende junge Septa sich befinden, die je mehr nach hinten desto schwächer entwickelt sind, und endlich in eine noch undifferenzierte Anlage von neuen, vor dem Analsegment sich entwickelnde Scheidewände übergehen. In dieser undifferenzierten Anlage sieht man noch den Zusammenhang des Cölomgewebes mit dem Ektoderm; viele, stark verlängerte, spindelförmige Zellen dringen von demselben zwischen die Elemente der Anlage hinein, wie es bei stärkeren Vergrößerungen gut zu sehen ist (vgl. übrigens die Fig. 12 und 34). In den mehr vorn liegenden, also mehr differenzierten Scheidewänden unterscheidet man die zentrale Lage von Muskeln, Bindegewebe, Blutgefäßen und die äußere epitheliale (peritonäale) Bekleidung; die mehr hinteren dagegen, weniger differenzierten Scheidewände bestehen aus je einigen Zellenschichten, in denen die erwähnten Bildungen nicht zu unterscheiden sind.

Was nun den Ursprung der Muskulatur der Scheidewände anbetrifft, so scheint dieselbe, im Grunde genommen, aus derselben Quelle sich zu entwickeln, wie die peritonäalen Bildungen; die erstere und die letzteren entstehen aus Cölomgewebe, welches, wie wir wissen, zum größten Teil dem Ectoderm seine Entwicklung verdankt und nur teilweise, und zwar in den allerersten Regenerationsstadien, aus dem alten Mesoderm Bildungsmaterial erhält. Der Unterschied ist nur, sozusagen, ein chronologischer, denn zuerst differenzieren sich die peritonäalen Bildungen, und nur ein wenig später werden in den Scheidewänden die Muskeln sichtbar. MICHEL und EUGEN SCHULTZ behaupten, daß die Muskeln der Dissepimente von ectodermalen Zellen sich entwickeln, welche »ventral seitwärts zwischen die Cölomsäcke eindringen« und die »Segmentierung des Cöloms« damit bedingen. Wenn wir die Fig. 14 in der Arbeit von SCHULTZ betrachten, so finden wir hier, daß die cölomatische Bekleidung der Somite schon fertig ist und daß zwischen je zwei zusammenstoßenden Wänden der benachbarten Somite Ectodermelemente von der Ventralseite eindringen, um die Muskulatur der Scheidewände zu bilden. Aber diese Abbildung, wie überhaupt alle Figuren in der Arbeit von SCHULTZ, ist sehr stark schematisiert. Im Grunde genommen sind aber die histologischen Unterschiede zwischen den peritonäalen Elementen und Muskelelementen der sehr jungen Scheidewände nicht so scharf ausgedrückt, wie es SCHULTZ zeichnet (die Kerne der Peritonäalelemente tief dunkel, diejenigen der Muskeln hell!), und deshalb ist es sehr schwer, in den ersten Entwicklungsstadien der neuen Dissepimente die beiden Arten von Elementen in ihnen zu unterscheiden. Erst etwas später, wie oben erwähnt, treten die Unterschiede ganz klar hervor (vgl. die Fig. 12, 34). Wir sind deshalb der Ansicht, daß aus dem Cölomgewebe sich die Scheidewändeanlagen differenzieren, noch bevor in denselben eine Differenzierung in peritonäale Bildungen und Muskulatur zustande gekommen ist, daß die Segmentierung des Cöloms nicht durch eine segmentale Auswanderung der Ectodermzellen zum Zwecke der Muskelbildung bedingt wird, wie es Schultz annimmt, sondern daß in den zuerst aus mehreren Zellschichten bestehenden Scheidewändeanlagen, sozusagen, in situ eine Differenzierung in peripherische Zellenlagen (d. i. peritonäale Septenbekleidung), und in zentral gelegene Anlagen für Bindegewebe und Muskeln stattfindet. Anderseits bin ich mit Michel und Schultz darin im Einklang, daß die mit dem Ectoderm zusammenhängenden Anlagen der Scheidewände von Anfang an eine segmentale Anordnung aufweisen (vgl. meine Fig. 12, und die Fig. 13 von Schultz).

Wir haben gesehen, daß bei der Regeneration des hinteren Körperabschnittes unmittelbar vor dem Analsegment eine energische Wucherung des Regenerationsgewebes stattfindet, daß hier im Ectoderm eine Art Wucherungszone erscheint, wo in der Mittellinie die Neuromuskelanlage immer neue Zellen proliferiert und lateralwärts neue Cölomelemente aus dem Ectoderm auswandern, und daß alle diese hier gebildeten Elemente nach vorn rücken, in dem Maße, als hinten immer neue hinzutreten und das Längenwachstum des ganzen Regenerationskegels auf diese Weise bedingen. Es existiert also in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung mit den embryonalen Prozessen: hier wie dort wird das Analsegment immer weiter nach hinten gerückt, indem vor ihm (in der Embryonalentwicklung seitens der Urmesoblasten) neue Mesodermelemente sich bilden, und indem das Cölomgewebe in der Richtung von vorn nach hinten einer weiteren Differenzierung unterliegt, so daß, während vorn schon ganz ausgebildete Somite vorhanden sind, hinten noch undifferenziertes Cölomgewebe sich befindet.

Es ist nun eine interessante Frage, wie der Differenzierungsprozeß am vorderen Körperende geschieht, in welcher Richtung die allmähliche Differenzierung der Somite im Kopfregenerate fortschreitet? Selbstverständlich war es beim Kopfregenerate viel schwieriger, diese Differenzierungsregeln zu konstatieren, und zwar deshalb, weil hier nur einige wenige Körpersegmente überhaupt (in unsern Experimenten) abgetragen waren, und weil es hier niemals zur Ausbildung eines typischen Regenerationskegels kommt, bei welchem die Grenze zwischen der neu regenerierten und der alten intakten Körperabteilung sehr lange sich erhält (der Durchmesser des Kegels ist ja viel geringer als derjenige des intakten Körperabschnittes, vgl. die Fig. 13, 14), während bei der Regeneration der vorderen Körpersegmente diese Grenze verhältnismäßig früh unmerkbar wird. In beiden Fällen existiert aber im allgemeinen eine Übereinstimmung in der obenerwähnten Hinsicht.

Wie bei der Regeneration des Hinterendes viele zellige Elemente aus dem Ectoderm der Wundfläche heraustreten und (samt einer Anzahl von den aus dem alten Mesoderm herstammenden Elementen) die erste Anlage des Cölomgewebes bilden, dann aber eine weitere Wucherung dieses Gewebes unmittelbar vor dem Analsegment (aus dem Ectoderm) stattfindet und nach vorn rückt, so daß dieses Segment immer weiter vom alten Abschnitt des Körpers sich entfernt — so bildet sich auch in dem Kopfregenerat aus dem Ectoderm der Wunde (ebenso samt einer Anzahl von den aus dem alten Mesoderm herstammenden Elementen) die erste Anlage des Cölomgewebes, dann aber findet eine weitere Wucherung dieses Gewebes hauptsächlich an der Grenze des ersten Kopfsegments und den weiter nach hinten folgenden Segmenten statt, und zwar ebenso vom Ectoderm aus (an der ventrolateralen Seite des Körpers), und es erscheinen hier die ersten Anlagen der Scheidewände, deren weitere Differenzierung in der Richtung von hinten nach vorn fortschreitet, so daß in der Nähe des Kopfsegments die Septalanlagen eine längere Zeit dicht nebeneinander gedrängt und noch undifferenziert sind, mehr nach hinten aber immer weiter voneinander entfernt und mehr differenziert erscheinen. Es existiert also eine vollkommene Analogie in dem Differenzierungsprozesse der Somite im Kopf- und Schwanzregenerat und eine vollständige Analogie in der betreffenden Rolle des ersten Kopf- und des Analsegments.

In Fig. 26 sehen wir ein mesenchymatisches Cölomgewebe in dem ersten Kopfsegment, d. h. in dem kiementragenden Segment, reichlich entwickelt; aber daneben sieht man hier, besonders in dem rechten Kopflappen, eine größere Anhäufung dieses Gewebes, eine Art Wucherungszone desselben, und zwar an der hinteren Grenze des kiementragenden Segments. Hier erscheinen nun die ersten Anlagen der künftigen Scheidewände (Septa) der sich regenerierenden Körpersegmente. Diese Anlagen sind hier dicht nebeneinander gedrängt, ähnlich wie die analogen Anlagen unmittelbar vor dem Analsegment (in dem Schwanzregenerat), und sie bestehen hier wie dort aus den quer zum Körper und parallel nebeneinander verlaufenden Schichten von langen, meist spindelförmigen Zellen. Da das hier wuchernde Gewebe nach hinten verschoben wird, und infolgedessen an der hinteren Grenze des Kopfregenerats in unmittelbarer Nachbarschaft des alten, intakten Körperabschnittes am ältesten ist, so beginnt in dieser Gegend die weitere Differenzierung dieses Gewebes, die Ausbildung von Somiten und gut ausgesprochenen Dissepimenten, während vorn, an der Grenze mit dem ersten Kopfsegment, diese Differenzierung am spätesten zustande kommt. Einige noch undifferenzierte Septalanlagen und eine schon besser entwickelte und weiter von den ersteren (in der Richtung nach hinten) entfernte, sehen wir auch am Horizontalschnitt Fig. 25 (*S.A*).

XII. Einige Erwägungen in betreff der Teilnahme des Ectoderms an der Regeneration der mesodermalen Organe.

Wir haben oben gesehen, daß das Material für die Cölombildungen und für die Muskulatur der Scheidewände größtenteils von dem Ectoderm des Regenerationskegels stammt, zum Teil aber den alten mesodermalen Bildungen, und zwar der Cölomauskleidung des intakten Wurmkörperteils seine Entwicklung verdankt.

Den aus dem alten Körperabschnitt stammenden, mesodermalen Elementen schreiben manche Autoren eine hauptsächliche oder sogar eine ausschließliche Rolle bei der Regeneration der mesodermalen Bildungen zu. So hat z. B. Miß RANDOLPH (30) den »Neoblasten«, wie bekannt, eine so dominierende Rolle zugeschrieben. Auch der neueste Forscher der Regeneration des *Lumbriculus*, IWANOW (15), schreibt den einwandernden mesodermalen Elementen eine höchst wichtige regenerative Bedeutung zu, und leitet dieselben nicht nur von der peritonäalen Schicht der Leibeshöhle, sondern auch von den longitudinalen Muskeln des intakten Körperabschnittes her. Er sagt darüber: »Die großkernigen Zellen kriechen in die Schwanzanlage aus den alten Körpersegmenten, und zwar sowohl aus den ihr unmittelbar anliegenden, als auch aus den weiter von ihr entfernten Segmenten; in den erwachsenen, unbeschädigten Körperteilen liegen sie normalerweise an den Wänden der Körperhöhle, hauptsächlich in dem Bauchteil der Längsmuskulatur, ja auch auf den Rumpfdissepimenten.«

Wir haben schon oben gesehen, daß auch in unserm Fall die einwandernden mesodermalen Elemente eine regenerative Rolle spielen, dieselbe ist aber sehr unbedeutend im Vergleich zu derjenigen, welche den Elementen, die aus dem neugebildeten Ectoderm in die Leibeshöhle einwandern, zukommt.

Da nach unsern Beobachtungen nicht nur über die Polychäten, sondern auch über die Enchyträidenregeneration das hauptsächliche Material für die mesodermalen Organe sowohl im vorderen, wie auch im hinteren Körperteil vom Ectoderm stammt, und nur ein verhältnismäßig geringer Teil derselben aus den alten mesodermalen Geweben hervorgeht, und da die große regenerative Bedeutung der Proliferationsfähigkeit des neugebildeten Ectoderms von der größten Mehrzahl der Autoren, die die Annelidenregeneration studiert haben, angenommen und tatsächlich bewiesen wurde, wie z. B. von HEPKE, v. WAGNER, mir, ABEL, MICHEL, E. SCHULTZ usw., so ist es höchst merkwürdig, daß der neueste Autor, IWANOW, diese Proliferationsfähigkeit des Ectoderms vollkommen in Abrede stellt. Sowohl die betreffenden Beobachtungen von HEPKE, wie auch diejenigen von WAGNER (über *Lumbriculus*) hält IWANOW für irrig. Er sagt z. B., daß die von HEPKE beschriebenen Zellenanhäufungen in der vorderen ectodermalen Wand des Regenerats, oberhalb der Anlage des Bauchnervenstranges, »können nicht die Bildungsanlagen des Mesoderms darstellen, da die jüngsten, nicht differenzierten Elemente desselben nicht neben diesen Anlagen liegen, sondern an dem entgegengesetzten Ende der Anlage der Kopfsegmente, d. h. neben den alten Geweben«, was unter andern auch den Beweis liefern soll, daß die mesodermalen Elemente der neuen Kopfsegmente aus den alten Geweben hervorgehen. Dieser Gedanke ist, wenigstens in Anwendung auf die Polychäten, nach meinen Untersuchungen, nicht zutreffend. Denn wir haben gesehen, daß das Ectoderm des zuerst erscheinenden, kiementragenden Kopfsegments (analog dem Analsegment) einen großen Teil des Cölomgewebes liefert, welches natürlich vor allem die Cölomelemente dieses Segments darstellt, dann aber, etwas später, an der hinteren Grenze dieses Segments (analog der vorderen Grenze des Analsegments) eine energische Wucherung dieses Gewebes stattfindet, um hier die zuerst dicht nebeneinander liegenden und noch undifferenzierten Anlagen der künftigen Dissepimente zu bilden, weshalb an dieser Stelle, also an der hinteren Grenze des kiementragenden Segments, das Cölomgewebe etwas später einer entsprechenden, weiteren Differentiation unterliegt, als das Cölomgewebe des kiementragenden Segments selbst, wo sie schon etwas länger fertig war. Diese Verhältnisse könnten also den Anschein geben, als ob im hinteren Teil des Kopfregenerats in einem gewissen Entwicklungsstadium jüngeres Gewebe vorhanden wäre, als in den vordersten Partien desselben. Es ist vielleicht möglich, daß auch bei dem *Lumbriculus* ähnliche Verhältnisse obwalten, weshalb Iwanow zum Schluß gelangt ist, daß das Regenerationsgewebe (Cölomgewebe) des Kopfregenerats von hinten her, also ausschließlich vom alten Gewebe stammt und nach vorn übergeht.

Sei es wie es sei, es scheint mir sehr nützlich die betreffenden Beobachtungen Iwanows nochmals zu kontrollieren und besonders noch an andern Oligochäten dieselben zu prüfen, da es wenig wahrscheinlich ist, daß zwischen verschiedenen Repräsentanten der Anneliden in so äußerst wichtigen Punkten so große Unterschiede in den Regenerationsprozessen vorhanden wären.

Der erwähnte Verfasser gelangt zum Schluß, daß beim *Lumbriculus* das Ectoderm des Kopfregenerats überhaupt keine mesodermalen Gewebe liefert; einzig und allein soll es nur die Anlagen für das Gehirn und die Schlundkommissuren liefern. Er sagt u. a.: »Es ist möglich, daß Hepke die Anlage des unteren Schlundganglions, dessen Lage genau seiner Beschreibung entspricht, für die ectodermale Anlage des Mesoderms gehalten hat.« »Einen Eintritt einzelner, ectodermaler Zellen in den Hohlraum des Regenerats,« — sagt er weiter — »wie ihn v. Wagner beschreibt, habe ich mit Ausnahme des Eintritts von Elementen aus der vorderen Wand für die Bildung des Schlundringes nicht beobachten können; es werden bisweilen einzelne mesodermale Zellen so gelagert angetroffen, als wollten sie durch die Basalmembran durchdringen; ein derartiger Anblick wird jedoch entweder dadurch erhalten, daß eine Zelle die Membran eindrückt, oder aber in frühen Stadien dadurch, daß dieselbe an einigen Stellen der Leibeswand nicht entwickelt ist; in der Mehrzahl der Fälle unterscheiden sich diese Zellen durch ihren Bau und sogar ihre Größe deutlich von den anliegenden ectodermalen Elementen.«

Daß die obigen Auseinandersetzungen Iwanows in unserm Fall keine Anwendung finden, das folgt aus allem oben Gesagten. Ich möchte jedoch die Aufmerksamkeit des Lesers noch auf einige diesbezügliche Präparate lenken, um jeden Zweifel zu beseitigen. In Fig. 43 ist nur ein kleiner Teil des Ectoderms ungefähr aus derjenigen Stelle der Fig. 22, welche mit einem kleinen Stern bezeichnet ist, bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Stelle des Ectoderms weder mit der Gehirnanlage, noch mit der Schlundringanlage etwas zu tun hat, denn das Gehirn ist am betreffenden Präparat an einer ganz andern Stelle gelagert und mit dem Ectoderm innig verbunden. Man sieht nun, daß unter dem Ectoderm hier (Fig. 43) gar keine Basalmembran entwickelt ist, daß manche Zellen des Ectoderms in einer mitotischen Teilung begriffen sind und daß die Mehrzahl der Zellen an ihren basalen Enden mit Fortsätzen versehen sind. Man sieht hier weiter, daß manche Zellen viel tiefer als die andern liegen, und weit in die Leibeshöhle eingedrungen sind, und noch andre schon gänzlich von der oberflächlichen Schicht des Ectoderms sich abgetrennt haben und unter derselben frei liegen, wobei auch in diesen tieferen Zellen mitotische Teilungsfiguren zu sehen sind.

Es genügt also, auf das betreffende Präparat einen Blick zu werfen, um sich zu überzeugen, daß das Ectoderm im Zustande einer sehr energischen Zellproliferation sich befindet, und daß die sich abtrennenden Zellen in die Leibeshöhle übergehen, um hier das Cölomgewebe zu bilden. In Fig. 35 und 25 sieht man gleichfalls, wie wir es schon oben hervorgehoben haben, eine Menge von einwandernden Ectodermzellen, welche ganz unabhängig von der Nervensystemanlage sind.

Während aber manche Autoren, wie z. B. SCHULTZ, das ganze Cölomgewebe von dem Ectoderm des Regenerats (des Schwanzregenerats) ableiten, habe ich, wie oben dargelegt wurde, gefunden, daß ein kleiner Teil desselben auch dem alten Mesodermgewebe seine Entstehung verdankt, in welcher Hinsicht meine Beobachtungen, sozusagen, zu einem vermittelnden Standpunkt zwischen den beiden extremen Annahmen führen. Ich schreibe aber den alten mesodermalen Geweben nur eine sehr untergeordnete Rolle zu; das meiste leisten die aus dem neugebildeten Ectoderm heraustretenden Elemente.

In den allerersten Phasen des Regenerationsprozesses scheint zwar die Anzahl der aus dem alten, intakten Teil des Wurmleibes heraustretenden Zellen eine verhältnismäßig ansehnliche zu sein, aber wir müssen uns erinnern, daß ein großer Teil dieser Elemente nur zum provisorischen Wundverschluß dient und schnell zugrunde geht. Die in den ersten Stunden nach der Operation in der Leibeshöhle in der nächsten Nachbarschaft der Wunde erscheinenden Mesodermelemente stammen von folgenden Quellen ab: von der Peritonäalauskleidung der Leibeshöhle, von den einwandernden Leucocyten, von den Wänden der durchgeschnittenen Blutgefäße (s. unten) und von der Muskulatur der Leibeswand. Ein großer Teil dieser Elemente, wie schon oben hervorgehoben wurde, geht durch die noch offene Wunde nach außen heraus, indem er zuerst einen provisorischen Pfropf bildet; bald aber gehen die Bestandteile dieses letzteren zugrunde. Es bleibt also nur in der Leibeshöhle ein verhältnismäßig geringer Teil dieser Elemente übrig, wenn der Proliferationsprozeß des Ectoderms beginnt. Von diesem Moment übersteigt aber die Zahl der hinzutretenden Ectodermzellen vielfach diejenige der vorhandenen Elemente mesodermalen Ursprungs. Wenn wir noch dazu erwägen, daß sich die ganze longitudinale und die zirkuläre Muskulatur der Leibeswand aus dem Ectoderm entwickelt, so müssen wir dem neugebildeten Ectoderm eine höchst wichtige, eine dominierende Bedeutung bei der Regeneration der »mesodermalen« Gewebe und Organe zuschreiben.

XIII. Regeneration des Blutgefäßsystems.

Das Blutgefäßsystem entsteht in der Regenerationsknospe ohne irgendwelchen Anteil des Ectoderms, in welcher Hinsicht ich der Beschreibung Michels nicht beistimmen kann, der dieses System von dem »Mesenchym« ectodermalen Ursprungs herleitet. Iwanow hat vollständig Recht, wenn er sagt: »Gegen die Möglichkeit einer Teilnahme des ectodermalen Mesenchyms an der Bildung dieser Zellen, wie dies von Michel angenommen wird, spricht der Umstand, daß dieselben im Regenerat schon in dem Stadium auftreten, wo das Ectoderm sich erst zu differenzieren beginnt.«

Alle Forscher, welche die Regeneration des Blutgefäßsystems bei den Anneliden untersucht haben, stimmen darin überein, daß alle Blutgefäße des Regenerats aus einem gemeinschaftlichen periintestinalen Sinus den Ursprung nehmen. Es behaupten das Bülow, Miß Randolph, Michel, Makaroff und Iwanow, und aus der Abbildung (Fig. 4, Taf. 41), welche Fr. v. Wagner gibt, dem übrigens die Regenerationsweise des Blutgefäßsystems völlig unbekannt geblieben ist, kann man den Schluß ziehen, daß auch dieser Autor den gemeinschaftlichen, den Darm umgebenden Blutsinus in dem Regenerate (von *Lumbriculus*) richtig gesehen und abgebildet hat. Was jedoch den Ursprung des Gewebes, welches diesen Sinus begrenzt, anbelangt, so sind die Ansichten verschieden. Die Behauptung Michels haben wir oben angeführt; nach Randolph verdankt das Gewebe dem Mesoderm seinen Ursprung, nach Makaroff bildet es sich aus seitlichen Vorsprüngen der Darmwand (!) in der Nähe der Analöffnung, was sehr unwahrscheinlich zu sein scheint, nach IWANOW wird der Blutsinus von wandernden Amöbocyten und Neoblasten umgeben, und indem er in Stämme zerfällt, bilden die kleinen Leukocyten die bleibende Wand des Sinus und die Auskleidung der aus demselben entstehenden Gefäßen.

Bei den von mir untersuchten Polychäten kann man folgende Regenerationsphasen des Gefäßsystems unterscheiden.

Zuerst ist hervorzuheben, daß nach der Operation eine größere oder geringere Blutquantität aus den durchschnittenen Gefäßen nach außen herausfließt und indem es gerinnt, trägt es zum provisorischen Wundverschluß bei. Nachdem die Wunde (sowohl im Kopfregenerat, wie auch im Schwanzregenerat) durch das entodermale Schildchen verschlossen ist, findet bald eine sehr reiche Blutanhäufung rings um den Darm in nächster Nachbarschaft der Wunde statt, so daß es hier zur Bildung eines ansehnlichen »periintestinalen« Blutsinus kommt, worin meine Beobachtungen vollkommen mit denen meiner Vorgänger übereinstimmen. Das Blut sammelt sich hier, indem es aus allen durchschnittenen Gefäßen, besonders aber aus den Darmgefäßen ausfließt. Gleichzeitig aber häufen sich rings um diesen Blutsinus lose liegende Zellenelemente, die auch teilweise zwischen diese letzteren und das Ectoderm eindringen, und bald eine endotheliale Wand des Sinus bilden. Die genannten Elemente stammen hauptsächlich von den Wandungen der alten Gefäße ab, deren unmittelbare Verlängerung die Wände der regenerierten Gefäße von Anfang an zu bilden scheinen. Außerdem tragen auch die in der Nähe der Wunde sich ansammelnden Cölomelemente, und zwar die von der visceralen Schicht des Peritonäums sich abtrennenden Zellen und vielleicht auch einzelne Leukocyten zur Bildung der Gefäßwandungen bei. Zuerst aber, wie erwähnt, bildet sich nur die Wandung des periintestinalen Blutsinus, und erst nachträglich differenzieren sich aus diesem letzteren die einzelnen Gefäßstämme. Die Einzelheiten dieser Differenzierung blieben mir jedoch unbekannt. Sehr interessant ist noch die folgende Eigenschaft der sich regenerierenden Blutgefäße.

Nachdem die Endothelwand des Sinus, oder der aus demselben sich zu differenzieren beginnenden Stämme entwickelt ist, fängt dieselbe an, in das Innere der Gefäße Zellen zu proliferieren, so daß sehr bald im Innern dieser letzteren ein sehr charakteristisches, aus blassen, miteinander mittels dünner Fortsätze zusammenhängenden Zellen bestehendes Gewebe hervortritt. Ich sehe darin ein Beispiel einer bei den Regenerationsprozessen oft hervortretenden Erscheinung, daß sich gewöhnlich viel mehr Zellelemente bilden, als zur Reparatur der betreffenden Organe nötig ist (vgl. meine Arbeit [26] über die Regeneration älterer Forellenembryonen). Infolge der Vermehrung der Wandzellen wird das Blutgefäßlumen, anstatt einheitlich zu bleiben, in zahlreiche Spalten geteilt, und das Ganze bekommt ein Aussehen einer schwammigen, mit Blut gefüllten Bildung. Erst nachträglich unterliegt die größte Mehrzahl der das Lumen erfüllenden Zellen einer Reduktion, die Zellen werden immer blasser, die Kerne zerfallen in Häufchen von blassen und immer schwächer sich tingierenden Körnchen und gehen allmählich zugrunde, indem die Zerfallsprodukte der Zellen im Blute der Gefäße verschwinden. Man muß annehmen, daß sie endlich im Blute zerfließen.

Einige Abbildungen mögen das Obengenannte illustrieren. In Fig. 48 sieht man, 24 Stunden nach dem Abtragen des hinteren Körperabschnittes (bei *Amphiglene*), unter dem Entodermschildchen den Blutgefäßsinus, welcher das Hinterende (der Schnitt hat die seitliche Wand des Darmes getroffen) des Darmes umgibt; man sieht auch, wie die endotheliale Gefäßwand zum Teil schon den Sinus begrenzt, wobei ihre Zellen größtenteils abgeplattet sind; ganz hinten sieht man einige Zellen, welche, dem Habitus nach, für Leucocyten angesehen werden können. An andern Präparaten derselben Serie kann man sich über die Kontinuität der Wand dieses Blutsinus mit den intakten, mehr nach vorn liegenden Gefäßbildungen des Wurmes überzeugen. In Fig. 8, wo es schon zur Bildung des definitiven Afters gekommen ist (13. Regenerationstag, *Amphiglene*), sieht man an der Dorsalseite des Hinterdarmes den Blutsinus sehr gut entwickelt, infolge der erwähnten Proliferation seiner endothelialen Wand ist aber das Lumen in einige Abteilungen zerfallen. Der den Darm umgebende Blutsinus ist auch im Querschnitt in Fig. 31 (die hintere Partie des Regenerationskegels, *Nerine cirratulus*) sehr gut zu sehen (das Lumen des Sinus ist dunkel gezeichnet).

Sehr interessant ist die Fig. 35, wo wir an einem Horizontalschnitt durch das Kopfregenerat der *Amphiglene* einen sehr großen regenerierten Gefäßabschnitt vor uns haben. Nach hinten geht die Wand dieses Gefäßes, welches auch mit dem periintestinalen Sinus kommuniziert, in die Wandungen der alten, intakten Blutgefäße direkt über. Nun ist es interessant, daß in dem hinteren Teil des in der Abbildung dargestellten, regenerierten Gefäßstammes eine Menge von großen, sehr blassen, verästelten Zellen im Lumen vorhanden ist, welche, wie erwähnt, ein schwammiges Aussehen des Gefäßes bedingen. Diese inneren Zellen unterscheiden sich von denjenigen der Gefäßwand dadurch, daß sie plasmareicher, aber blasser und schwächer tingierbar sind, daß sie viel größere, aber blassere und gleicherweise schwächer tingierbare Kerne besitzen und endlich, daß sie mit feinen Fortsätzen versehen sind, und sich vermittels dieser letzteren vielfach miteinander verbinden. Man sieht aber verschiedene Übergänge von den noch nicht umgestalteten Wandzellen des Gefäßes zu den stark modifizierten, das Lumen erfüllenden Gefäßzellen. Daß dieselben von endothelialen Wandzellen stammen, das beweist nicht nur der Umstand, daß die obenerwähnten Übergangsstadien zu finden sind, sondern auch das, daß in manchen, schon etwas modifizierten, plasmareicheren Wandzellen des Gefäßes mitotische Figuren angetroffen werden (s. in der Mitte der betreffenden Abbildung). Außerdem sieht man auch an dem betreffenden Präparate die verschiedenen, obenerwähnten Degenerationsstadien der immer blasser werdenden und im Blute liegenden Zellen im Innern des Gefäßes. In den nach vorn wachsenden, in die Kopflappen und dann in die einzelnen Kiemenröhrchen eindringenden, immer dünneren Gefäßen sind schon diese inneren, verästelten Zellen nicht vorhanden. Ich muß noch bemerken, daß ähnliche Bilder in manchen Figuren der Arbeit von WAGNER (34) zu sehen sind, z. B. in Fig. 4, Taf. 41, wo im Innern des periintestinalen Sinus eine Anzahl von sehr blassen, augenscheinlich zugrunde gehenden und miteinander noch zusammenhängenden Zellen abgebildet ist, welche jedoch WAGNER weder beschreibt, noch ihre Herkunft und ihr weiteres Schicksal zu verfolgen sich bemüht.

XIV. Borstenfollikel und ihre Muskulatur. Parapodien. Kopfkiemen.

Während nach den alten Untersuchungen von SEMPER über die Knospung bei *Nais* die Borstenfollikel aus dem Mesoderm entstehen, haben alle andern Autoren, wie BÜLOW (*Lumbriculus*), EMERY (*Nephthys*, *Lumbriconereis*, *Asterope*), MALAQUIN (*Autolytus*, *Myrianida*), HEPKE (*Nais*), v. BOCK (*Chaetogaster*), MICHEL (diverse Polychäten und Oligochäten), E. SCHULTZ (*Harmothoe* und einige andre Polychäten) und ich (Enchyträiden), dieselben aus dem Ectoderm hergeleitet. MICHEL ist jedoch der Ansicht, daß die eigentlichen Borstenfollikel, d. h. »les bulbes«, vom Ectoderm stammen, dagegen die sog. von ihm »les sacs«, d. h. »enveloppe constituant notamment les muscles sétigères«, oder mit andern Worten die Muskeln der Borstensäcke zum Teil wenigstens aus dem Mesoderm sich entwickeln, denn er drückt sich folgendermaßen aus (l. c. S. 361): »Les bulbes sétigères proviennent de l'ectoderme, soit (*Nephthys*) directement, soit (*Allolobophora*) moins indirectement que les autres ébauches, notamment que les sacs, dont une partie au moins, le revêtement superficiel, est d'origine mésodermique.«

Ich habe in meiner Enchyträidenarbeit die Regeneration der Borstenfollikel und ihrer Muskeln etwas näher beschrieben und bin zum Schlusse gelangt, daß an der Stelle, wo der künftige Borstenfollikel auftreten soll, einige Ectodermzellen sich vertiefen, um den Follikel zu bilden, aus dessen Zellen dann die Borsten sich entwickeln, und daß auch die Muskeln der Borstenfollikel, welche in schräger Richtung von der Basis des Follikels bis zum Hautmuskelschlauch emporsteigen, dem Ectoderm ihre Entstehung verdanken, und zwar so, daß die den Borstenfollikeln direkt anliegenden Ectodermzellen in lange, dünne Elemente sich differenzieren, unter die Epidermisschicht rücken, mit der Basis des Follikels in Zusammenhang treten und sich allmählich in die definitiven Muskelfasern differenzieren.

Nach E. Schultz regenerieren sich, wie erwähnt, die Borstenfollikel der Polychäten gleicherweise aus dem Ectoderm; es ist aber diesem Verfasser unbekannt geblieben, wie neben dem einen Borstenfollikel jederseits der zweite entsteht, ob er im Zusammenhange mit dem ersteren, oder ganz unabhängig sich entwickelt; was die Muskulatur anbetrifft, so leitet er dieselbe vom Ectoderm ab und zwar, soweit ich aus der kurzen Beschreibung verstehen konnte, aus Zellen, die unmittelbar dem Borstenfollikel anliegen.

Was die Regeneration der genannten Organe bei den von mir untersuchten Polychäten anbetrifft, so muß ich vor allem bemerken, daß sowohl hier, wie wahrscheinlich auch bei allen übrigen Polychäten, die Borsten sich früher entwickeln als die Anlagen der Parapodien, daß die ersteren zum Vorschein kommen, bevor noch die Ausstülpungen der Leibeswand zur Bildung der Parapodien hervortreten. Die Borstenfollikel der ventralen und der dorsalen Reihe entwickeln sich ganz unabhängig, wobei etwas früher die ersteren, als die letzteren sich ausbilden. Jeder Borstenfollikel entsteht, wie bei den Enchyträiden, auf die Weise, daß sich eine Gruppe (Fig. 42) Ectodermzellen vergrößert, größere Kerne bekommt und mit ihren verbreiterten, etwas kolbenförmig angeschwollenen, basalen Enden in die Tiefe, gegen die Leibeshöhle eindringt, wobei die parietale Peritonealwand infolgedessen etwas eingestülpt wird, Da fast gleichzeitig, segmental, mit den Borstenfollikelanlagen die ectodermalen Anlagen der Scheidewände entstehen, so werden die ersteren gleich durch diese letzteren etwa aufgenommen, so daß an Sagittalschnitten die Borstenfollikelanlagen in den basalen Teilen der sich anlegenden Scheidewände teilweise zu liegen scheinen (vgl. Fig. 12).

Aus den zentralen Zellen der Follikelanlage entwickeln sich die Borsten, und zwar eine jede derselben, wie es schon meine Vorgänger gezeigt haben, gibt einer einzigen Borste den Ursprung, indem der Kern gewöhnlich eine mehr oder weniger basale Lage in der Zelle einnimmt und im Zentrum des Plasmas eine anfangs sehr enge und zarte Borstenanlage erscheint, die allmählich sich verdickt und mit der Spitze nach außen heraustritt (vgl. die Fig. 41, 29).

Fast gleichzeitig mit der Bildung der Borstenfollikelanlage treten auch die Anlagen der Borstenmuskeln hervor und zwar, so weit ich mich überzeugen konnte, gleicherweise aus dem Ectoderm. In Fig. 42 sehen wir links die Anlage des Borstenfollikels aus einer Anhäufung von großen, ectodermalen Zellen bestehend, und im innigen Zusammenhange mit dieser Anhäufung Reihen von Zellen, welche aus dem Ectoderm heraustreten. Ich halte es für sehr wahrscheinlich — besonders wenn ich die analogen Bilder bei den Enchyträiden zum Vergleich ziehe — daß diese Zellen eben die Anlagen der Borstenfollikelmuskulatur darstellen. In etwas späteren Stadien sieht man die Borstenfollikel von vielen schon ganz freien Zellen umgeben, die allmählich den Muskelfasern den Anfang geben, wobei diese Zellen sehr ähnlichen Veränderungen unterliegen, wie die muskelbildenden Zellen der longitudinalen Körpermuskulatur, insofern auch hier die Kerne der Zellen birnförmig werden, chromatische Fortsätze an dem distalen Pole erhalten, seitlich sich stark abplatten und in proximodistaler Richtung wachsen. Solche Zellen sehen wir z. B. am Grunde des Borstenfollikels in Fig. 41, wo sie in naher Nachbarschaft der ventrolateralen Muskeln der Körperwand liegen. In Fig. 32 gehören die zwei rechts (32 *C*) ganz isoliert dargestellten muskelbildenden Zellen eben der Muskulatur der Borstenfollikel.

Nach dem Hervortreten dieser Anlagen erfolgt die Bildung der eigentlichen Parapodien, d. h. derjenigen Ausstülpungen der Körperwand, welchen die Borstenbündel aufsitzen. SCHULTZ betont, daß »die dorsalen und ventralen Parapodien aus einer gemeinsamen Anlage entstehen, wie bei allen Errantia, im Gegensatz zu den getrennt voneinander sich anlegenden dorsalen und ventralen Parapodien der Sedentaria«. Diese Verallgemeinerung ist ganz zutreffend; sowohl bei der *Amphiglene* wie auch bei *Nerine cirratulus* haben nach meinen Beobachtungen die dorsalen und ventralen Parapodien eine getrennte Anlage. Wir sehen z. B. in Fig. 14, wo ein Regenerationskegel einer *Nerine* von der Seite abgebildet ist, daß die Reihen der dorsalen und der ventralen Parapodien ganz getrennt voneinander verlaufen; erst später fließen diese beiden Anlagen teilweise zusammen und zwar infolge des Wachstums ihrer basalen Abschnitte. Die Anlagen der kiemenartigen Anhänge der dorsalen Parapodien bei *Nerine* kommen erst dann zum Vorschein, wenn die Anlagen der dorsalen und ventralen Parapodien sich zu vereinigen beginnen.

Was die Regeneration der Kopfkiemen anbelangt, so habe ich dieselbe näher bei *Amphiglene* beobachtet. Zuerst, verhältnismäßig sehr früh, erscheinen die beiden kiementragenden Lappen des Kopfsegments als anfangs halbkugelige Ausstülpungen, welche später eine mehr konische Gestalt annehmen (vgl. die Fig. 26, Horizontalschnitt, 3—4 Tage nach der Operation, und Fig. 35, 9 Tage nach der Operation). Jeder Kopflappen zerfällt dann vermittels einer an der Innenfläche desselben erscheinenden Furche in zwei Abteilungen, eine breitere, hintere, in welcher das Gehirnganglion sich bildet, und eine vordere, engere, welche eben konisch vorn endet und den eigentlichen kiementragenden Lappen bildet. Zuerst enthalten diese Lappen nur Blutgefäße und das charakteristische, oben beschriebene Cölomgewebe, welches aus verästelten und spindelförmigen, sehr lose liegenden Zellen besteht. Im 8. bis 9. Regenerationstage teilt sich jeder Lappen an seinem vorderen Ende in zwei Stämme, er wird hier zweiästig (Fig. 25). Dann bilden sich so viel Längsfurchen an jedem Stamm, wie Kiemenäste aus ihm auswachsen sollen. In Fig. 21 sehen wir den kiementragenden Lappen im Durchschnitt, aber noch hinter der Stelle, wo derselbe in zwei Stämme zerfallen ist; der Lappen ist dorsal konvex, ventral konkav, und in der Mitte sehr verengt; in der Höhle (Leibeshöhle) sind Gefäße und Cölomgewebe zu sehen, aber hier existiert keine Proliferation der Zellen seitens des Ectoderms; das letztere besteht zwar aus hohen, zylindrischen, mit Fortsätzen an der Basis versehenen Zellen, aber es dringen hier keine neuen ectodermalen Elemente in die Leibeshöhle. In Fig. 20 sehen wir im Querschnitt schon die beiden vorderen Stämme und an jedem derselben einige Furchen, welche die Grenzen der zukünftigen einzelnen Kiemenäste bezeichnen. Man sieht auch, daß die Zahl der Blutgefäße sich vergrößert hat, und zwar teilt sich jedes Hauptgefäß in so viele Äste, wie Kiemenäste sich entwickeln. Einerseits infolgedessen, daß die longitudinalen Furchen immer tiefer werden, anderseits infolgedessen, daß das freie Ende des Stammes fingerförmige Ausstülpungen bildet, entstehen die einzelnen, röhrenartigen Kiemenästchen am vorderen Ende eines jeden Stammes. Diese letzteren sind anfangs zylindrisch und einfach, bald erscheinen aber an denselben die seitlichen Ästchen und zwar entwickeln sie sich zuerst in den mehr basalen und mittleren Teilen eines jeden Röhrchens und dann auch näher dem oberen Ende (Fig. 44, 45).

Für längere Zeit enthalten die Kiemenröhren nur Gefäße und undifferenziertes Cölomgewebe von einem mesenchymatischen Charakter. Erst verhältnismäßig spät häuft sich eine Anzahl Zellen des Cölomgewebes an der Dorsalseite des Kopfsegments, zwischen dem Gehirn und der dorsalen Körperwand, und indem diese Zellen reich vacuolisiert werden und sehr dicke Membranen erhalten, ordnen sie sich so, daß sie zwei Schichten von sehr regulären, nebeneinander liegenden, kubischen Zellen bilden, die teilweise auch gegen die ventrale Seite sich verschieben und beiderseits das Gehirn umgeben. Diese Zellenschicht wächst dann nach vorn in die einzelnen Kiemenröhrchen, wo sie die bekannten, reihenartig angeordneten kubischen, dickwandigen, hellen, chordaähnlichen Stützzellen bilden. In Fig. 16 und 17 sieht man im Querschnitt die erwähnte Schicht der kubischen Zellen unterhalb der Dorsalwand des Kopfsegments.

XV. Kurze Zusammenstellung.

1) Im Hinterregenerat beginnt der Wundverschluß damit, daß nachdem sich die Wunde infolge einer Kontraktion der zirkulären Leibesmuskulatur verengt, ein kleiner Abschnitt des durchschnittenen Darmes nach außen hinausragt und sich umstülpt, so daß die innere, bewimperte Fläche des Darmepithels nach außen gerichtet wird. Zwischen dem freien Rande dieser Darmwand und dem Rande der Leibeswand bleibt ein enger kreisförmiger Schlitz übrig, welcher durch Leucocyten, durchschnittene Muskelteile und heraustretende Geschlechtselemente provisorisch geschlossen wird. Später verwachsen beide Ränder und der umgestülpte Darmwandabschnitt bildet ein bewimpertes Schildchen am Hinterende des Wurmkörpers, mit der primären Anusöffnung in der Mitte.

2) Das auf diese Weise entstandene bewimperte entodermale Schildchen stülpt sich dann samt einem Teil des Ectoderms ein, und zwar so, daß eine ringförmige Vertiefung an der Grenze zwischen dem entodermalen und dem ectodermalen Teil der Wundfläche

entsteht, wobei die mittlere Partie des entodermalen Schildchens samt der primären Analöffnung im Zentrum als ein kleiner Kegel hervorragt. Später verschwindet dieser letztere, und es erfolgt eine Ausgleichung der Hinterdarmwand; der der definitiven Afteröffnung unmittelbar angeschlossene Hinterdarmabschnitt stellt auf diese Weise eine ectodermale Bildung dar.

3) Im Kopfregenerat vollzieht sich der Wundverschluß auf eine ähnliche Weise, jedoch mit dem Unterschied, daß die primäre Darmöffnung (Mundöffnung) geschlossen wird. Und zwar verengt sich auch hier die Wunde infolge einer Kontraktion der zirkulären Muskulatur der Körperwand und ein kleiner Darmabschnitt ragt nach außen heraus und stülpt sich gleicherweise um, so daß die innere, bewimperte Oberfläche seiner Wand nach außen gerichtet wird. Auch hier kommt es zuerst zu einem provisorischen und dann zu einem definitiven Verschluß des ringförmigen Schlitzes zwischen dem Rand des entodermalen Schildchens und demjenigen der Körperwand. Sehr bald schließt sich die in der Mitte des Schildchens gelagerte primäre Mundöffnung, wonach eine neue durch Einstülpung des Entodermschildchens sich bildet. Da die beiden Kopflappen diese letztere Öffnung später umwachsen, bedingen sie die Bildung einer Art Mundbucht, welche vom Ectoderm ausgekleidet ist, analog der ectodermalen Begrenzung der definitiven Analöffnung.

4) Das Gehirnganglion entsteht aus paarigen Verdickungen des Ectoderms der beiden Kopflappen; aus derselben Quelle entstehen auch die Schlundkommissuren. Das Bauchmark regeneriert sich vom Ectoderm des Regenerationskegels aus, wobei eine energische Zellenproliferation des Ectoderms unmittelbar vor dem Analsegment stattfindet, die das Längswachstum des Bauchmarks bedingt und außerdem noch in jedem Segment eine ectodermale Zellenproliferation in der Mittellinie der Ventralwand des Regenerationskegels hervortritt und am Wachstum des Bauchmarkes teilnimmt. Vom alten Bauchmark wachsen höchstens nur einzelne Nervenfasern in das neue hinein. Die ectodermalen, das Bauchmark bildenden Zellen, sind in regulären, senkrechten Reihen angeordnet, so daß sie Zellensäulen bilden. In der Mittellinie treten im Ectoderm hohe zylindrische Zellen hervor, die verästelte Fortsätze in die Fasersubstanz des Bauchmarkes senden.

5) Im innigen Zusammenhang mit dem Bauchmark entwickeln sich aus dem Ectoderm seitliche Muskelanlagen, die samt der Bauchmarkanlage als Neuromuskelanlagen bezeichnet werden können. Sie liefern die longitudinale Muskulatur der Körperwand. Bevor sie sich

vom Bauchmark trennen und differenzieren, bilden sie im hintersten Teil des Regenerationskegels Anlagen, welche auf die dorsale Seite des Körpers übergehen und die dorsolongitudinale Muskulatur liefern, während die ventral übrigbleibenden Teile der ventrolateralen, longitudinalen Muskulatur den Ursprung geben. Die medioventrale, longitudinale Leibeswandmuskulatur verdankt gleicherweise dem Ectoderm ihren Ursprung.

6) In der Anlage der Longitudinalmuskulatur erscheinen längliche, mehrkernige Zellen, die sich in einen proximalen (zentralen), Kerne enthaltenden und distalen (peripherischen), nur aus Plasma bestehenden Abschnitt differenzieren. Dieser letztere Abschnitt plattet sich stark in lateraler Richtung ab, und im corticalen Teil des Plasmas erscheint hier eine kontraktile Substanz in Gestalt einer nicht ganz geschlossenen, und zwar zentral offenen Rinne; durch den Schlitz kommuniziert das von der kontraktilen Substanz umgebene Sarkoplasma mit demjenigen (proximal gelegenen), wo die Kerne liegen, wobei diese letzteren birnförmig werden und je einen, aus Chromatinsubstanz bestehenden Fortsatz am distalen Pol erhalten.

7) Die zirkuläre (oder schiefe) Leibesmuskulatur entwickelt sich aus dem Ectoderm des Regenerationskegels, und zwar aus einer tieferen Schicht desselben.

8) Das Cölomgewebe, welches anfangs als lockeres Gewebe von mesenchymatischem Charakter die Leibeshöhle ausfüllt, stammt teilweise vom alten mesodermalen Gewebe und zwar hauptsächlich vom alten Peritonäum, größtenteils aber entwickelt es sich aus dem regenerierten Ectoderm, von welchem viele einzelne Zellen, hauptsächlich an der Bauchseite und an der ventrolateralen Seite des Körpers sich abtrennen, und in die Leibeshöhle treten. Zur Bildung der Scheidewände dienen hauptsächlich ectodermale Elemente, die in Querreihen von ihren Mutterstätten sich ablösen, wobei die am meisten energische Proliferationsstelle dieser Elemente im Hinterregenerat unmittelbar vor dem Analsegment, im Kopfregenerat unmittelbar hinter dem ersten Kopfsegment sich befindet.

9) Die weitere Differenzierung des Cölomgewebes in einzelne Somite schreitet in der Richtung von vorn nach hinten im Schwanzregenerat und in der Richtung von hinten nach vorn im Kopfregenerat, wobei das Analsegment bzw. das erste Kopfsegment immer weiter von dem alten, intakten Körperabschnitt des Wurmes sich entfernt.

10) Von dem alten Muskelgewebe nehmen in geringem Maße,

und zwar hauptsächlich im Kopfregenerat, die longitudinalen Muskeln an der Bildung der neuen teil, sie vermitteln sozusagen die Verbindung des alten mit dem neuen, aus Ectoderm entstehenden Gewebe der longitudinalen Muskulatur des Körpers.

11) Das Blutgefäßsystem regeneriert sich hauptsächlich von den alten Gefäßen aus, wobei zuerst ein periintestinaler Blutsinus entsteht, von welchem dann einzelne Blutgefäßstämme den Ursprung nehmen, wobei, was besonders deutlich im Kopfregenerat zu sehen ist, in der Lichtung der Gefäße ein charakteristisches Gewebe von verästelten, miteinander zusammenhängenden Zellen entsteht, welches von der endothelialen Wand der Gefäße sich entwickelt, und dann allmählich zugrunde geht.

12) Die Borstenfollikel und deren Muskulatur ist ectodermalen Ursprungs. Die dorsalen und ventralen Parapodien haben eine getrennte Anlage. Die Kopfkiemen entwickeln sich durch eine allmähliche Verästelung der kiementragenden Kopflappen.

XVI. Einige theoretische Betrachtungen über Regenerationserscheinungen im allgemeinen.

Ich beabsichtige hier einiges über die allgemeinen Erscheinungen der Regeneration im Tierreich zu erörtern, wobei ich mich ausschließlich auf die eigentliche Regeneration beschränke, d. h. Wiederherstellung eines schon vorhandenen, gleichgültig ob in ganz unverändertem, oder in heteromorphotisch verändertem Zustand. Das Vermögen der Entwicklung eines Organismus aus vermindertem Ei- oder Furchungsmaterial werde ich hier deshalb gar nicht berücksichtigen.

Zuerst also die schon so vielfach erörterte Frage, ob das Regenerationsvermögen eine fundamentale Eigenschaft eines jeden Organismus ist, oder ob es als eine Anpassung an die Verletzbarkeit der Lebewesen, und als ein Vermögen, welches den Organismen in verschiedenem Grade zukommt oder sogar gänzlich fehlt, »je nach dem Grade und der Häufigkeit ihrer Verletzbarkeit« angesehen werden muß, wie es A. Weismann (35) annimmt?

Mir scheint die Annahme Weismanns, daß das Vermögen der Regeneration keineswegs ein gleichmäßiges ist, und daß es entsprechend den Bedürfnissen des Tieres zu- und abnimmt, »sowohl in bezug auf das Ganze, wie auf die einzelnen Teile« in einiger Hinsicht ganz zutreffend zu sein. Ich meine, daß dieses Vermögen von zwei fundamentalen Momenten abhängig ist: 1) von den inneren

Eigenschaften der Gewebe eines jeden Lebewesens, von den strukturellen Verhältnissen derselben, welche die größere oder geringere Verletzbarkeit des ganzen Körpers oder der verschiedenen Teile desselben bedingen — also von inneren Ursachen und 2) von den äußeren Bedingungen, welche diese Verletzbarkeit begünstigen oder nicht — also von äußeren Ursachen.

Was die ersteren Bedingungen anbelangt, so handelt es sich hier vor allem um eine größere oder kleinere Plastizität der Gewebe, um die größere oder geringere Vermehrungsfähigkeit der Zellen, um das Vorwiegen von mehr plastischen, wucherungsfähigeren oder von mehr unplastischen, zur Proliferation unfähigeren Geweben im Körper des betreffenden Organismus. Danach ist für uns einleuchtend, warum ein Organismus um so regenerationsfähiger ist, je jünger er überhaupt ist, denn je jünger die Gewebe sind, und von je mehr embryonalem Charakter, desto vermehrungsfähiger und plastischer, desto mehr sind sie zum Wachstum befähigt. Wir wissen z. B., wie es meine (26) Untersuchungen gezeigt haben, daß junge, noch mit dem Dottersack versehene Forellen sehr regenerationsfähig sind, während bei älteren Fischen diese Fähigkeit verhältnismäßig schwach entwickelt ist. Dann ist es wichtig, daß bei verschiedenen Tieren der Plastizitätsgrad der Gewebe ein sehr differenter sein kann, und daß es von der Struktur der Gewebe abhängt, ob dieselben mehr oder weniger stark resistent, oder schwach und brüchig sind. Wovon diese Eigenschaften der Gewebe abhängen, ist schwer zu sagen, wahrscheinlich aber sind sie durch sehr große Strukturverschiedenheiten bedingt. Ich führe einige Beispiele an. Die Anneliden, und zwar sowohl die Polychäten wie die Oligochäten, und unter diesen letzteren sowohl die Terricolen wie die Limicolen, zeichnen sich durch eine, im allgemeinen große Regenerationsfähigkeit aus. Alle besitzen ja aber verhältnismäßig wenig resistente und brüchige Gewebe. Nach Weismann regeneriert sich z. B. sehr leicht der Regenwurm oder der *Lumbriculus* deshalb, weil beide sehr viele Feinde haben, sehr vielen Verfolgungen ausgesetzt sind, und sehr oft verletzt werden; die Regenerationsfähigkeit ist deshalb bei diesen Tieren eine höchst wichtige Anpassung, die mit der Häufigkeit der Verletzbarkeit verbunden ist; sie ist eine nützliche Regulation. Aber eine solche Anschauungsweise ist etwas zu einseitig. Wir sind der Meinung, daß es sich hier nicht nur um nützliche, zweckmäßige Regulationen, sondern auch um strukturelle Eigenschaften handelt, welche die Gewebe der betreffenden Tiere zur Regeneration befähigen. Denn bei den so sehr nahestehenden Tieren, wie den Hirudineen, ist diese physiologische Fähigkeit fast gar nicht entwickelt, es wäre aber zu gewagt, zu behaupten, daß unsre kleinen Hirudineenarten, z. B. *Nephelis* oder *Clepsine,* weniger den Verfolgungen ausgesetzt sind, als die Limicolen. Daß den Hirudineen, die, soweit es mir bekannt ist, sehr wenig in betreff der Regenerationserscheinungen untersucht worden sind, die Regenerationsfähigkeit fast gar nicht zukommt, darüber konnte ich mich vor 2 Jahren durch eine Reihe von Experimenten überzeugen. Während der Ferienzeit habe ich in einem kleinen Bergbach in den Karpathen sehr viele Exemplare von nicht näher bestimmten Species von *Clepsine*, von *Nephelis vulgaris* und *Aulostomum gulo* gefunden. Ich habe eine große Anzahl dieser Würmer operiert, und zwar habe ich bei einigen mehrere hintere Segmente abgeschnitten, bei andern einige vordere, noch andre habe ich in zwei Hälften durch die Mitte des Körpers zerlegt. Da die operierten Individuen nicht lange in künstlichen Aquarien leben konnten, habe ich eine große Anzahl operierter Würmer in einem Lehmgefäß in fließendem Wasserstrom in dem Bach, und somit in fast natürlichen Bedingungen gehalten. Bei solchen Bedingungen lebten die Würmer sehr gut, aber nach 7 Wochen war bei der größten Mehrzahl die Wunde nicht verheilt, nur bei einigen Exemplaren von *Aulostomum* hatte sie sich geschlossen, aber es war keine Spur von einer eigentlichen Regeneration zu bemerken, es bildete sich keine Regenerationsknospe, die bei den Limicolen bekanntlich so früh zum Vorschein kommt.

Worin liegt aber die Ursache eines so außerordentlich großen Unterschiedes in der Regenerationsfähigkeit bei den so nahestehenden Tiergruppen wie den Limicolen einerseits und den Süßwasserhirudineen anderseits? Meiner Meinung nach liegt die hauptsächliche Ursache dieser Erscheinung in den strukturellen Differenzen beider Tiergruppen. Die Haut der Hirudineen zeichnet sich durch einen ungeheuren Reichtum von tiefliegenden einzelligen Drüsen, die als sehr spezialisierte Elemente ohne Zweifel die Proliferationsfähigkeit der Epidermis, welche bei den regenerativen Prozessen bei andern Anneliden eine so wichtige Rolle spielt, in hohem Grade vermindern. Zweitens ist das die Leibeshöhle der Hirudineen ausfüllende und sehr stark differenzierte faserige Parenchym besonders resistent und zäh, was zusammen mit der großen Zähigkeit, Dehnbarkeit und Stärke des Hautmuskelschlauches einerseits eine Verletzung und sogar ein künstliches Durchschneiden des Körpers in hohem Maße erschwert, anderseits aber die Proliferationsfähigkeit der Gewebe vermindert!

Nehmen wir ein andres Beispiel. Die Fische zeichnen sich durch eine geringe Regenerationsfähigkeit aus (mit der Ausnahme von ganz jungen, noch mit dem Dottersack versehenen Individuen). Man möchte aber glauben, daß vielleicht die am einfachsten organisierten Leptocardier eine größere Regenerationsfähigkeit aufweisen. Während meines Aufenthalts in der Zoologischen Station in Neapel im Winter 1903 und 1904 habe ich mich unter anderm auch mit diesem Thema beschäftigt. Es wurden Hunderte von Exemplaren operiert, sowohl ganz ausgewachsene wie auch kleine (2 bis 3 cm Länge). Mit einem scharfen Messer habe ich bei denselben einen größeren oder geringeren hinteren Körperabschnitt abgetragen und obwohl die größte Mehrzahl der Individuen noch mehr als 6 Wochen lebte, kam es bei keinem einzigen zum Wundverschluß. Es ist interessant, daß auch die kleinen abgeschnittenen Teile (0,5 bis 1,5 cm lang) einige Wochen am Leben sich erhalten haben. Die Lebensfähigkeit ist also beim *Amphioxus* sehr groß; trotzdem aber zeichnet er sich durch keine Regenerationsfähigkeit aus[1]. An den operierten Individuen tritt die durchschnittene Chorda dorsalis weit nach außen heraus, und zwar noch viel stärker als bei den jungen Forellen, wie aus meinen Untersuchungen folgt. Die Wundöffnung verengte sich nicht einmal, und die durchschnittene Leibeswand blieb in der größten Zahl der Fälle ganz unverändert, ohne irgendwelche Spur einer sonstigen Reaktion. Der Lanzettfisch ist also noch viel weniger regenerationsfähig als die viel höher entwickelten Knochenfische; denn ich habe auch in Neapel ausgewachsene Exemplare von *Cristiceps argentatus* operiert, welchen ich einen hinteren Körperabschnitt samt einem Teile des Rückgrates abgeschnitten habe, und während derselben Zeit hat sich bei einer großen Zahl der Individuen die Wunde gänzlich geschlossen und sind sogar die ersten Spuren einer neuen Schwanzflosse erschienen.

Was verursacht nun diese Unfähigkeit zur Regeneration beim *Amphioxus*? Einmal kann hier teilweise das Weismannsche Prinzip gültig sein. Denn die Lanzettfische leben, wie bekannt, im Sande des Meeresgrundes und können mit größter Schnelligkeit in diesem letzteren sich verstecken, so daß es äußerst schwer ist sie zu fangen; sie werden deshalb weniger als viele andre Meerestiere von den Feinden verfolgt. Das wäre die äußere Ursache, daß sich die erwähnte Fähigkeit beim *Amphioxus* nicht entwickelt hat. Aber als viel wichtiger betrachte ich den Umstand, daß die Struktur des *Amphioxus* und der Charakter seiner Gewebe äußerst ungünstig für regenerative Prozesse ist. Bei andern Wirbeltieren, z. B. bei den kleinen Forellen oder bei den Amphibien, spielen beim Wundverschluß eine wichtige Rolle einerseits das Bindegewebe und die in großer Anzahl an der Wundfläche sich ansammelnden Leucocyten, anderseits die große Plastizität, Verschiebbarkeit und Proliferationsfähigkeit des Hautepithels; bei den Forellenembryonen sind diese Fähigkeiten des mehrschichtigen Epithels des Wundrandes äußerst groß. Beim *Amphioxus* ist das Epithel einschichtig und seine Zellen zeichnen sich durch eine äußerst geringe Proliferationsfähigkeit aus; das Bindegewebe ist höchst unplastisch und einfach, es enthält zum größten Teil keine Zellen, denn es stellt Blätter dar, welche aus einem Endothel entstehen, das an einer seiner Flächen Bindesubstanz lamellenartig ausscheidet, wobei diese Lamellen gewöhnlich straffe Faserlagen ohne Zellen bilden (z. B. die Außenlage und die Innenlage der Cutis) oder homogene Lagen nur mit Bindefasern aber gleicherweise ohne Zellen (z. B. die mittlere Schicht der Cutis) darstellen. Wie kann nun ein solches Bindegewebe, welches keine Zellen, sondern nur Produkte derselben enthält, plastisch und regenerationsfähig sein? Dazu kommt noch, daß beim *Amphioxus* das lymphatische System fast unentwickelt ist; wandernde Zellen (Leucocyten) in den Geweben, wenn sie überhaupt vorhanden sind, spielen jedenfalls eine äußerst unbedeutende physiologische Rolle. Die sehr einseitig differenzierten und stark veränderten Chordazellen und die zellenlosen elastischen Hüllen der Chorda können auch nicht regenerationsfähig sein. Mit einem Worte, die ganze Struktur des *Amphioxus*-Körpers stellt sich als in höchstem Grade ungünstig für irgendwelche regeneratorische Prozesse dar.

---

[1] Ich muß hier bemerken, daß die größte Mehrzahl der operierten Individuen nach einer längeren oder kürzeren Zeit rötlich erschienen, und zwar infolge der Entwicklung von speziellen Mikroorganismen; aber auch diejenigen Exemplare, welche dieser Krankheit nicht unterlagen, zeigten keine Spur von irgendwelchen Regenerationserscheinungen.

Daß das Weismannsche Prinzip der Nützlichkeit und der »Häufigkeit der Verletzbarkeit« in sehr vielen Fällen zur Erklärung der Regenerationsfähigkeit nicht ausreicht, dafür haben wir sehr viele Beweise. Ein sehr eklatantes Beispiel bieten in dieser Hinsicht die Lepidopterenpuppen. Nach den Untersuchungen meines Schülers, des Herrn Jan. Hirschler (13), die im hiesigen Vergleichend-anatomischen

Institut durchgeführt worden sind, zeichnen sich die Lepidopterenpuppen durch eine verhältnismäßig große Regenerationsfähigkeit aus und zwar besonders nach dem Abtragen von einigen hinteren Segmenten. Da in der Natur, einerseits durch die große Dicke und Stärke des Chitinpanzers der Puppen, und anderseits dadurch, daß die betreffenden Puppen in Kokons eingehüllt sind und somit den Verletzungen überhaupt nicht unterliegen können, die Verletzbarkeit derselben fast ausgeschlossen ist, kann man also die Regenerationsfähigkeit der Puppen mit dem Prinzip der Nützlichkeit nicht erklären. Es ist dagegen leicht verständlich, daß die Puppen regenerationsfähig sind, da die Gewebe derselben außerordentlich plastisch und vermehrungsfähig sind. In der Leibeshöhle befindet sich eine enorme Quantität wandernder Zellen (Leucocyten), die Muskeln sind in statu nascendi, ihre Elemente befinden sich also im Zustande einer regen Vermehrung, und gleicherweise ist das Hypoderm im Zustande der Bildung verschiedener Anlagen, mit einem Worte, der Organismus befindet sich sozusagen in der Höhe seiner Bildungskräfte und diese große Vermehrungsfähigkeit und Plastizität der Gewebe bedingt eben die Leichtigkeit der Regenerationsprozesse.

Noch eine andre Frage will ich hier erörtern. Wir wissen, daß bei der Regeneration der höheren Tiere, z. B. der Fische, nach meinen Untersuchungen, oder der Amphibien, nach den Beobachtungen von Fraisse, Barfurth (2) u. a. jedes Gewebe fast nur das seinesgleichen produziert, während z. B. bei vielen Oligochäten oder bei den Polychäten das Ectoderm eine bedeutende Rolle in der Bildung derjenigen Anlagen spielt, welche normal, d. h. in der ontogenetischen Entwicklung, aus dem Mesoderm sich entwickeln (v. Bock, v. Wagner, Michel, Schultz, ich). Solche Tatsachen haben eine sehr große Bedeutung für die wichtigsten Vererbungsprobleme, und zwar vor allem für das Problem einer »erbgleichen« oder »erbungleichen« Teilung der Keimzellen im Sinne O. Hertwigs oder Weismanns, oder der »prospektiven Potenz« der Keimzellen im Sinne Driesch's. Infolge einer viel schärfer ausgesprochenen, histologischen Differenzierung der Gewebe bei höheren Organismen, die durch eine mehr erbungleiche Teilung der Keimzellen bedingt ist, enthalten die Gewebszellen dieser Tiere nur eine bestimmte Art von Anlagen und deshalb regeneriert sich hier nur Gleiches aus Gleichem. Bei vielen niederer stehenden Tiergruppen dagegen, wo eine mehr erbgleiche Teilung der Keimzellen stattfindet, bleibt die prospektive Potenz der Zellen des jungen und des fertigen Organismus eine viel größere, was in der Fähigkeit vieler Gewebe, während der Regeneration differente Gewebe zu produzieren, sehr klar sich manifestiert.

In einem vor einigen Jahren veröffentlichten Aufsatze (27) habe ich versucht, zu zeigen, daß weder die erbgleiche Teilung der Keimzellen noch die erbungleiche als eine allgemeine, allen Wesen zukommende Eigenschaft betrachtet werden kann, daß im Gegenteil die erste Art der Keimzellenvermehrung mehr den niederen Tiergruppen, die letztere den höheren eigen ist, und daß in der phylogenetischen Entwicklung des Tierreichs die eine, einfachere Teilungsart sich allmählich in die andre verwandelte, und daß dadurch eine immer schärfere Arbeitsteilung in den Geweben der Organismen und eine immer höhere histologische Differenzierung derselben bedingt worden ist. Die Erscheinungen, welche wir bei der Regeneration finden, bekräftigen in hohem Maße meine Anschauung, die unvergleichlich größere, prospektive regeneratorische Potenz der Gewebe bei vielen niederen Tiergruppen und die fast absolute Unfähigkeit der Gewebe der fertigen höheren Tiere Ungleichartiges zu regenerieren, bekräftigen die oben dargestellte Meinung.

Daß die Art und Weise des Verlaufs der Regenerationsprozesse von der prospektiven Potenz der Gewebszellen des betreffenden Organismus abhängig ist, das steht wieder im Einklange mit der oben ausgesprochenen Meinung, daß diese Prozesse nicht nur von äußeren Ursachen, sondern auch von den inneren Bedingungen, also sowohl von den ererbten Anlagen, wie auch von der Wechselwirkung zwischen dem Organismus und der Umgebung, abhängig sind. In dieser Hinsicht bin ich vollkommen mit den Anschauungen von MORGAN (22) im Einklange.

Nachtrag.

Nachdem ich schon die vorliegende Arbeit der Redaktion dieser Zeitschrift übersandt hatte, erhielt ich eine kurze Mitteilung ohne Abbildungen von P. IWANOW »Über die Regeneration der Segmente bei den Polychäten«, welche in den »Comptes rendus des séances. Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St. Pétersbourg«, Vol. XXXV, Livr. 1, No. 4, 1904 in russischer und französischer Sprache veröffentlicht worden ist.

Diese Mitteilung ist für uns deshalb besonders interessant, weil der Verfasser hauptsächlich *Nerine cirratulus* untersuchte und nur als Ergänzung dienten ihm noch zwei andre Spioniden: *Phyllo-*

chaetopterus und *Polydora.* Es ist mir sehr angenehm, konstatieren zu können, daß unsre Beobachtungen in prinzipiellen Fragen im Einklange sind und zwar vor allem ist es für uns sehr wichtig, daß IWANOW fast die ganze neue Muskulatur der Körperwand, die der Scheidewände (Septa), wie auch des Peritonäum vom Ectoderm der Regenerationsknospe (im Hinterregenerate) herleitet. In dieser wichtigen Hinsicht sind also unsre Resultate übereinstimmend. In manchen Hinsichten stehen aber meine Beobachtungen zu denjenigen IWANOWS im schroffen Gegensatze, und zwar leitet IWANOW, indem er sehr wahrscheinlich unter dem Einflusse von Beobachtungen SCHULTZS war, die schiefen und horizontalen Muskeln der Körperwand, welche hier die Ringmuskeln ersetzen, wie auch die Muskulatur der Scheidewände vom Ectoderm der Bauchwand »in Gemeinschaft mit den Elementen des neuen Bauchnervenstranges« her, die Längsmuskulatur (des Hinterregenerates) dagegen leitet er zwar (im Gegensatz zu den Beobachtungen von SCHULTZ) nicht vom Peritonäalepithel, sondern, wie ich, direkt vom Ectoderm der Regenerationsknospe ab, aber er nimmt spezielle Ectodermzellen an, »welche an der hinteren Grenze des Epithels der Körperwand (aus diesem Epithel) entstehen, in den terminalen Abschnitt der Höhlung des Regenerats hineinkriechen« und sich hier in Muskelelemente und in das Peritonäum differenzieren. Diese Zellen bleiben, nachdem sie in die Höhle des Analsegments hineinkrochen, hier teilweise an der Ventralseite, teilweise aber wandern sie an die Dorsalseite und bilden auf diese Weise Anlagen der ventralen und der dorsalen Bänder der Longitudinalmuskulatur, wie auch die Anlagen der Scheidewände und des visceralen und parietalen Blattes des Peritonäums.

Die obigen Beobachtungen stimmen insofern mit den meinigen, als auch nach meinen Untersuchungen die Anlage der dorsalen Longitudinalmuskulatur in dem hintersten Teile des Regenerationskegels (an der Grenze mit dem Analsegment) durch den Übergang eines Teils der gemeinschaftlichen Zellenanlage der longitudinalen Muskulatur an die Dorsalseite, zustande kommt. IWANOW hat aber die Tatsache übersehen, daß die Anlage der longitudinalen, ventralen Muskulatur im innigen Zusammenhang mit dem Bauchmark entsteht.

Es ist zwar auch die Anlage der transversalen Septalmuskeln mit der Bauchmarkanlage insofern verbunden, als aus dem Ectoderm der ventralen Wand des Regenerationskegels in der Mitte das Bauchmark samt der longitudinalen Muskulatur, und lateral in unmittelbarer Nähe dieser letzeren die Septalmuskelanlagen entstehen, aber der Zusammenhang der Longitudinalmuskulatur mit dem Bauchmark ist ein viel innigerer und mehr direkter als derjenige andrer Muskeln.

Ich bin auch nicht imstande die Beobachtungen Iwanows zu bestätigen, daß zwischen dem Regenerationsprozesse im vorderen und hinteren Körperteil eine so große Differenz existiert, wie der russische Forscher annimmt. Im Gegenteil, wir haben in vieler Hinsicht eine Übereinstimmung im Hinterregenerat und im Kopfregenerat gefunden. Erstens ist es nämlich ganz falsch, daß im Vorderregenerat die Longitudinalmuskulatur nicht von einer ectodermalen Zellenanhäufung sich bildet, sondern bloß aus den alten, longitudinalen Muskelfasern, die nach vorn hineinwachsen und aus den modifizierten Muskelzellen, die sich von alten Muskelfasern abtrennen, zustande kommen soll. Die Fig. 47 meiner Arbeit, wo das Hineinwachsen der ectodermalen Anlagen der ventralen Longitudinalmuskulatur in der Richtung gegen die alten longitudinalen Muskeln klar zu sehen ist, beweist, daß die Beobachtungen Iwanows in dieser Hinsicht nicht genau genug waren. Die Bildung des Peritonealepithels soll, nach Iwanow, im Kopfregenerat eine ganz andre, als im Hinterregenerat sein, was ich für absolut falsch halte, denn nach Iwanow bildet sich das Peritonäum des Vorderregenerats ausschließlich aus den Zellen, welche aus den alten Segmenten in das Regenerat hineinkriechen, während wir gesehen haben, daß auch hier das Ectoderm des Regenerats eine wichtige Rolle in der Bildung des neuen Peritonäums spielt.

Da ich die Regeneration der Geschlechtsorgane nicht studiert habe, kann ich nicht sagen, ob die Annahme einer Entstehung neuer Genitalzellen aus denjenigen alter Segmente richtig ist; es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß die betreffende Angabe Iwanows ganz zutreffend ist. Ich will aber eine, vielleicht etwas vage Meinung aussprechen und zwar, daß die vermeintlichen »Neoblasten« mancher Oligochäten, welche nach Miß Randolph fast ein Universalbildungsmaterial darstellen sollen, mit den Genitalzellen verwechselt worden sind und keine andre Rolle spielen, als die gewöhnlichen Genitalzellen im Hinterregenerat der Polychäten!

Lemberg, im Juli 1904.

Literaturverzeichnis.

1. M. Abel, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1902.
2. D. Barfurth, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte. IX. 1893.
3. M. v. Bock, Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXI. 1897.
4. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
5. Cerfontaine, Recherches sur le système cutané et musculaire du lombric terrestre. Arch. de Biologie. 1890.
6. C. Emery, La Régéneration des segments postérieurs du corps chez quelques Annélides Polychètes. Arch. Ital. Biolog. 1886.
7. B. Friedländer, Über die Regeneration der herausgeschnittenen Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.
8. T. W. Galloway, Observations on non sexual reproduction in Dero Vaga. Bull. of the Mus. of Compar. Zoology. Cambridge Mass. 1899.
9. N. Haase, Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum, mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1899.
10. P. Hepke, Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
11. K. Hescheler, Über die Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr. Natur. 1898.
12. R. Hesse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1894.
13. Jan Hirschler, Studien über Regenerationsvorgänge bei Lepidopteren-Puppen. Anat. Anzeiger. Bd. XXIII. 1903.
14. V. Janda, Über die Regeneration des centralen Nervensystems und Mesoblasts bei Rhynchelmis. Sitzungsber. Böhm. Gesellsch. Wiss. Nr. 11. 1902.
15. P. Iwanow, Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.
16. E. Korschelt, Über Regenerations- u. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verh. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1898.
17. J. Kroeber, Experim. Demonstr. of the Regeneration of Pharynx of Allolobophora. Biol. Bull. V. 2. No. 3. 1900.
18. N. Makarow, Zur Frage über die Bildung neuer Segmente bei den Oligochäten. Zool. Anz. 18. Jahrgang.
19. A. Malaquin, Recherches sur les Syllidiens. Lille 1893.
20. Ed. Meyer, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (Russisch.) Arb. der naturw. Gesellsch. bei der k. Universität Kasan. Bd. XXXI. 1897.
21. A. Michel, Recherches sur la régénération chez les Annelides. Bull. scient. de la France et de la Belgique. Publié par A. Giard. Paris. T. XXXI. 1898.

22. H. T. Morgan, Regeneration. New York 1901.

23. —— Regeneration in Allolobophora foetida. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. V. 1897.

24. J. Nusbaum, Vergleichende Regenerationsstudien. I. Regeneration des hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden. Polnisches Archiv für biolog. und med. Wissenschaften. Lemberg. Bd. I. 1901.

25. —— Vergleichende Regenerationsstudien. II. Regeneration des vorderen Körperabschnittes bei den Enchyträiden. Ibidem. Bd. II. 1904.

26. —— u. S. Sidoriak, Beiträge zur Kenntnis der Regeneration nach künstlicher Verletzung bei älteren Bachforellenembryonen. Arch. für Entw.-Mech. der Organismen. Bd. X. 1900.

27. —— Kritischer Blick auf die verschiedenen neuen Entwicklungstheorien. (Polnisch.) In: »Kosmos«, Organ der poln. Gesellsch. der Naturforscher Nam. Kopernikus. Lemberg 1895.

28. S. Pruvot, Sur la Régénération des parties amputées et cet. chez les Syllidés. Assoc. Franç. Avanc. Sciences. Limoges 1890.

29. O. Rabes, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. XIII. 1901.

30. H. Randolph, The Regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morphology. Vol. VII. 1892.

31. H. Rievel, Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.

32. Rhode, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beiträge, herausgeg. von Schneider. 1885.

33. E. Schultz, Aus dem Gebiete der Regeneration. Über Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.

34. Fr. v. Wagner, Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Abt. f. Ontog. Bd. XIII. 1900.

35. A. Weismann, Vorträge über Descendenztheorie. 1. Aufl.

36. H. Wetzel, Zur Kenntnis der natürl. Teilung von Chaetogaster diaphanus. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.

37. G. Winkler, Regeneration des Verdauungsapparates von Rhynchelmis limicola. Sitzungsber. Böhm. Gesellsch. Wiss. Prag. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

A, Afteröffnung;
As, Aftersegment;
B, Borste;
Bf, *B.F*, Borstenfollikel;
Bg, Blutgefäße;
Bm, Bauchmarkanlage;
C.M, *C.Mb*, zirkuläre Muskulatur der Leibeswand;
Cut, Cuticula;
Cg, Cölomgewebe;
D, Darm;
D.L.M, Anlage der dorso-longitudinalen Leibesmuskulatur;
Ek, Ectoderm;
Ekt, tiefere Ectodermschicht;
En, Entoderm;
Ent.S, *E.S*, Entodermschildchen;
G, Gehirnanlage;

Gs, Geschlechtsorgane;
K, Kiemenanlage;
KL, kiementragende Kopflappen;
L.M, Anlagen der Longitudinalmuskulatur, Longitudinalmuskulatur der Leibeswand;
L.Md, dorsale Longitudinalmuskulatur der Leibeswand;
L.Mm, Anlage der medio-ventralen Longitudinalmuskulatur der Leibeswand;
Mb, Mundbucht;
M.O, Mundöffnung;
M.N, mittlere Zellen der Bauchmarkanlage;
M.S, Muskulatur der Scheidewände;
Mt, Mesenterium;
P.Bs, periintestinaler Blutsinus;
P.S, Peritonäalzellen der Scheidewände;
R.K, Regenerationskegel;
S, Schlitz zwischen dem Entodermschildchen und dem Ectoderm;
S.A, *Sp*, Anlagen der Scheidewände (Septa).

Tafel XIII.

Fig. 1—3. Horizontalschnitte; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 6 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 4. Sagitalschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 24 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 5—6. Sagittalschnitte; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 24 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 7. Horizontalschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma von Zeiss.)

Fig. 8. Sagittalschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 13 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 9—10. Sagittalschnitte; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 11. Sagittalschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. a_2, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 12. Sagittalschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 13. Ein Regenerationskegel samt einem Teile des intakten Körpers; Schwanzregeneration von *Nerine*; das Präparat von hinten gesehen, 42 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. a_2, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 14. Ein Regenerationskegel samt einem Teile des intakten Körpers; Schwanzregeneration von *Nerine*; das Präparat von der Seite gesehen. (Oc. 2, S. a_2. Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 15. Ein Regenerationskegel samt einem Teile des intakten Körpers; Schwanzregeneration von *Nerine*, das Exemplar wurde etwas schief operiert. Das Präparat von der Bauchseite gesehen. (Oc. 2, S. a_2, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 16—17. Querschnitte durch den regenerierten Kopf von *Amphiglene*. Schwache Vergrößerung.

Tafel XIV.

Fig. 18. Sagittalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 6 Stunden nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprima, von Zeiss.)

Fig. 19. Sagittalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 3 Tage nach der Operation. (Vergr. wie Fig. 18.)

Fig. 20—24. Querschnitte; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. E., Zeichnungsprima, von Zeiss.)

Fig. 25. Horizontalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 26. Horizontalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 3—4 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 26*a*. Ein Teil des Ectoderms vom Kopflappen des Präparates Fig. 26, stärker vergrößert. (Oc. 2. S., hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 27. Horizontalschnitt; Kopfregeneration von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Tafel XV.

Fig. 28. Querschnitt durch den hintersten Teil des hinteren Regenerationskegels von *Amphiglene*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 29. Querschnitt; Schwanzregeneration von *Amphiglene*, 31 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 30. Querschnitt durch die Neuromuskelanlage einer *Amphiglene*; Schwanzregeneration, 30 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 31. Querschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 30 Tage nach der Operation, hinterste Partie des Regenerationskegels. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 32 *A* u. *B*. Querschnitte durch die sich differenzierenden Muskelfasern der longitudinalen, ventrolateralen Muskulatur des Hinterregenerates von *Nerine*, im 28. Regenerationstage, bei *B* ist auch ein Teil des Ectoderms dargestellt; *C*, zwei muskelbildende Zellen (im Querschnitt) eines Borstenfollikels von *Nerine* (dasselbe Präparat). (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 33. Ein Teil des Sagittalschnittes durch die dorsale Seitenwand des hinteren Regenerationskegels von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 34. Ein Teil des Sagittalschnittes durch die hintere Partie der Leibeswand des hinteren Regenerationskegels von *Nerine*, 23 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 35. Horizontalschnitt; Kopfregenerat von *Amphiglene*, 9 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 36. Querschnitt durch den ventrolateralen Teil der Leibeswand des hinteren Regenerationskegels von *Nerine*. (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 37 u. 38. Querschnitte durch den hinteren Regenerationskegel von *Amphiglene* (aus der hinteren Partie desselben), 31 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Tafel XVI.

Fig. 39. Horizontalschnitt; Schwanzregeneration von *Nerine*, 6 Wochen nach der Operation. (Oc. 1, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 40. Der ventrale Teil eines Querschnittes durch das Kopfregenerat von *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 41. Ein Teil des Querschnittes durch die ventrale Wand des hinteren Regenerates von *Nerine*, 28 Tage nach der Operation. (Oc. 4, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 42. Ein Teil des Querschnittes durch die ventrale Wand des hinteren Regenerates von *Nerine*, 28 Tage nach der Operation (aus der ganz hinteren Partie des Regenerates Fig. 41). (Oc. 1, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 43. Ein Teil des Ectoderms aus einer mit * bezeichneten Stelle vom Präparate Fig. 23 bei starker Vergrößerung. (Oc. 4, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 44 u. 45. Kopf und Kiemen von einem 17 Tage (Fig. 44) und 19 Tage (Fig. 45) alten Kopfregenerat von *Amphiglene*. (Oc. 2, S. A., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 46. Horizontalschnitt durch das Kopfregenerat von *Dasychone lucullana*, 12 Tage nach der Operation. (Oc. 2, S. C., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 47. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch die ventrale Leibeswand eines Kopfregenerates von *Amphiglene*, 10 Tage nach der Operation. (Oc. 1, S. hom. Immers. 1/12, Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Fig. 48. Sagittalschnitt; Schwanzregenerat von *Amphiglene*, 24 Stunden nach der Operation (aus einer mehr lateralen Partie des Regenerates). (Oc. 2, S. E., Zeichnungsprisma, von Zeiss.)

Der männliche Genitalapparat der Butaliden.

Von

Dr. **Enoch Zander**
(Erlangen).

Mit 13 Figuren im Text.

Den Anlaß zu der vorliegenden Studie hat eine Untersuchung von Stitz (2) über den männlichen Genitalapparat der Mikrolepidopteren gegeben, in welcher der Verfasser behauptet, daß die von ihm untersuchten Butaliden nicht zehn, sondern neun Abdominalsegmente besitzen. Da Stitz über den Verbleib des fehlenden Segments nur Vermutungen zu äußern vermag, drängten sich mir starke Zweifel an der Richtigkeit dieser Angabe auf, zumal bei den übrigen Schmetterlingen stets zehn abdominale Segmentringe vorhanden sind. Ich habe infolgedessen an verschiedenen Butaliden vergleichende Studien angestellt, die nicht allein meinen Verdacht vollauf bestätigt, sondern das noch viel überraschendere Resultat gezeitigt haben, daß Stitz auch den Bau des Copulationsapparates verkannt hat.

Bevor ich jedoch an die Aufgabe herantrete, diese Irrtümer zu korrigieren und den morphologischen Aufbau des abdominalen Hautskelettes und des männlichen Geschlechtsapparates der Butaliden klarzulegen, will ich zunächst diejenigen Autoren namhaft machen, welche über die Geschlechtsanhänge der Butaliden geschrieben haben.

Soweit ich in Erfahrung bringen konnte, war der bekannte Lepidopterologe Dr. Hofmann in Regensburg (1) der erste, und außer Stitz der einzige, der sich eingehender mit dem männlichen Genitalapparat der Butaliden beschäftigt und die für systematische Zwecke wichtigen Formeigentümlichkeiten seiner Teile genau beschrieben hat. Hinsichtlich der morphologischen Deutung ist auch Hofmann vielfach den gleichen Fehlern verfallen, wie Stitz, so daß auch seine Arbeit unsre Kenntnis des fraglichen Organs nur wenig gefördert hat.

Was aber Hofmann vor Stitz auszeichnet, das ist die Genauigkeit, mit der er Form und Lage der einzelnen Stücke schildert, während seinem Nachfolger auch in der topographischen Beschreibung Versehen passiert sind, die in einer wissenschaftlichen Untersuchung nicht vorkommen sollten. Ohne vorläufig auf die bisherigen Mitteilungen einzugehen, will ich meine eignen Befunde darstellen, um mit um so größerem Erfolg an die Kritik herantreten zu können.

Von vornherein kann ich feststellen, daß sämtlichen Butaliden zehn Abdominalringe zukommen, die den Körpersegmenten *IV* bis *XIII* angehören. Während die Chitinringe der ersten sieben Abdominalsegmente bei allen Butaliden durchaus gleichförmig gebaut sind, tragen die drei letzten keinen einheitlichen Charakter. Vielmehr können wir nach dem Grade der Umbildung, welche die letzten Segmentgürtel erfahren haben, zwei Gruppen von Butaliden unterscheiden, die ich im folgenden charakterisieren will.

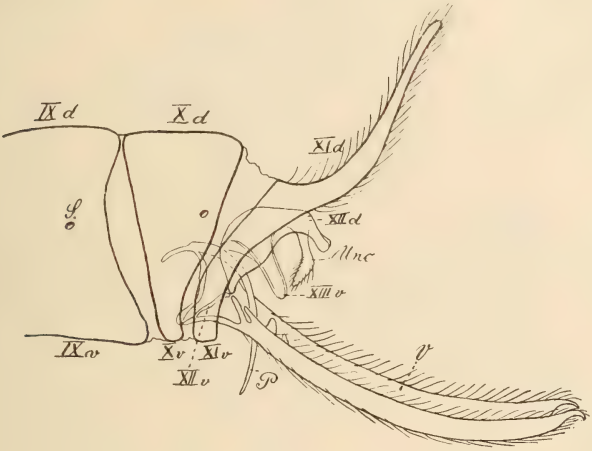


Fig. 1.
Hinterleibsende von *Butalis noricella*; Seitenansicht. Vergr. 20 : 1. *d*, Rückenschuppe; *v*, Bauchschuppe; *S*, Stigma; *P*, Penis; *V*, Valva; *IX—XIII*, Segmente; *Unc*, Uncus.

Bei *Butalis noricella* und *cuspidella*, denen sich, soweit ich aus der Beschreibung von Hofmann zu ersehen vermag, auch *Butalis parvella*, *seliniella*, *senescens* und *palustris* anschließen, sind die Modifikationen so geringfügig, daß ein Zweifel über die morphologische Bedeutung der einzelnen Hautskelettelemente nicht bestehen kann.

Am klarsten liegen die Verhältnisse bei *Butalis noricella* (Fig. 1). Die ersten sechs Abdominalsegmente sind schwach chitinisiert und umgürten als annähernd gleichbreite Ringe (Fig. 1 *IX*) den Körper.

Der zehnte und elfte Segmentring weichen dagegen etwas von der Form der vorhergehenden ab, da ihre Bauchschuppen (Fig. 1 *Xv* und *XIv*) stark reduziert sind und die elfte Rückenschuppe sich in einen langen Zipfel verlängert, der das Hinterleibsende und die Geschlechtsanhänge weit überragt (Fig. 1 *XId*).

Nicht minder deutlich erkennen wir trotz der gegenteiligen Behauptung von Stitz die Zahl der Abdominalsegmente bei *Butalis cuspidella* (Fig. 2), von denen sieben (*IV—X*) durchaus gleichförmig gestaltet sind. Auch die nächstfolgende (*XI*) Rückenschuppe (Fig. 2 *XId*) weicht nicht wesentlich von den vorhergehenden ab. Dagegen erfordert die zugehörige Bauchschuppe eine genauere Beschreibung, da sie sich sowohl durch ihre Chitinisierung, wie auch durch ihre Form von den übrigen Ventralplatten unterscheidet. Von der Fläche betrachtet besitzt sie (Fig. 3) eine annähernd herzförmige Gestalt. Während ihre präsegmental-lateralen Partien dorsalwärts aufgebogen sind und zwei kräftige Muskelfortsätze bilden, gabelt sich die postsegmentale stumpfe Spitze in zwei kurze, nach auswärts gekrümmte behaarte Fortsätze. So geringfügig diese Formeigentümlichkeiten erscheinen, so wertvoll ist ihre Beachtung für das Verständnis der bei andern Butaliden herrschenden Verhältnisse, denn wir lernen dadurch Differenzierungen der elften Bauchschuppe in geringer Entwicklung kennen, die bei *Butalis fallacella* u. a. ins Extrem getrieben Hand in Hand mit tiefgreifenden Modifikationen der zugehörigen Rückenschuppe dem ganzen Segmentring ein durchaus fremdartiges Ansehen verleihen.

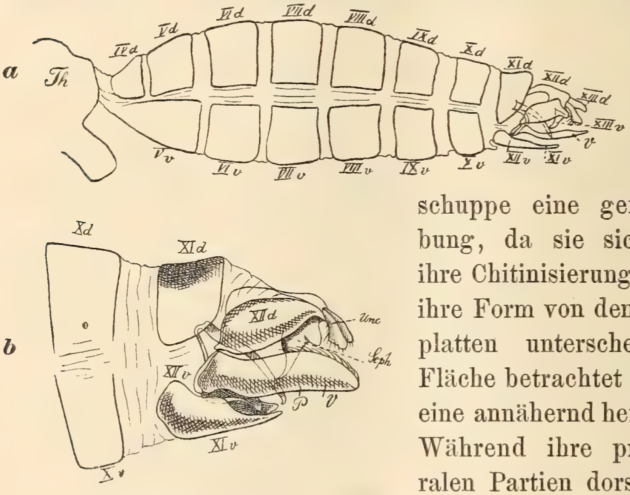


Fig. 2 *a* und *b*.

Fig. *a*. Die Gliederung des abdominalen Hautskelettes von *Butalis cuspidella*; Seitenansicht; Vergr. 12:1. Fig. *b*. Hinterleibsende von *Butalis cuspidella*; Seitenansicht bei stärkerer Vergrößerung (35:1). *d*, Rückenschuppen; *v*, Bauchschuppen; *P*, Penis; *Scph*, Scaphium; *Th*, Thorax; *V*, Valva; *Unc*, Uncus; *IV—XIII*, Segmente.

Da die elfte Bauchschuppe bei *Butalis cuspidella* etwas enger an den Genitalapparat angeschlossen ist, als bei andern Lepidopteren, haben Hofmann und Stitz sich verleiten lassen, sie zum

Genitalsegment zu rechnen. Nur so wird es verständlich, daß Stitz bei *Butalis cuspidella* bloß neun Abdominalringe nachweisen konnte. Ein Blick auf die Fig. 2 und 3 belehrt uns jedoch ohne weiteres, daß wir in dieser zweizipfeligen Klappe lediglich die elfte Bauchschuppe vor uns haben, die vielleicht physiologische, aber auf keinen Fall morphologische Beziehungen zum Geschlechtsapparat hat.

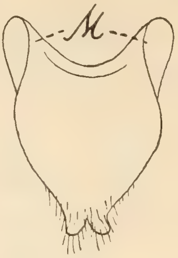


Fig. 3.
Elfte Bauchschuppe von *Butalis cuspidella*; von der Ventralseite gesehen. Vergr. 45 : 1. *M*, orale Muskelfortsätze.

Weitaus stärkere Umbildungen erleiden die letzten Segmentringe bei *Butalis restigerella* und *fallacella*[1], denen sich die von Hofmann untersuchten Arten *laminella*, *fuscocuprea* und *fuscoaenea* anreihen lassen. Während auch bei ihnen die Chitinringe der ersten sieben Abdominalsegmente keine Besonderheiten aufweisen, hat die Wand des elften Segments eine Gestalt und Gliederung angenommen, die wir sonst nur am Genitalsegment beobachten.

In der Form von den voranliegenden Segmentteilen vollkommen abweichend sind die elfte Bauch- und Rückenschuppe bei *Butalis restigerella* (Fig. 4) stark chitinisiert und lateral gelenkig miteinander verbunden. Erinnert schon diese Eigentümlichkeit lebhaft an die Gliederung, welche der zwölfte Segmentgürtel bei vielen Lepidopteren erfahren hat, so wird die Ähnlichkeit beider Abdominalringe noch größer, wenn wir die Form der elften Bauch- und Rückenschuppe

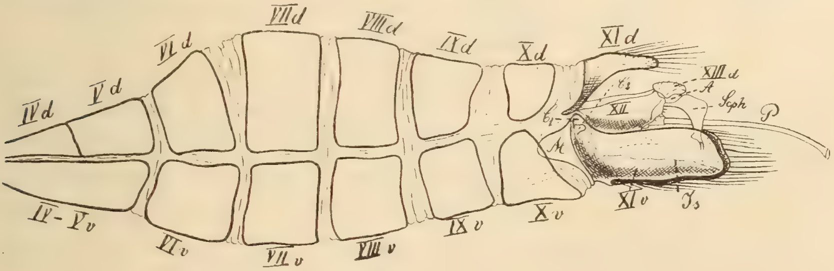


Fig. 4.
Gliederung des abdominalen Hautskelettes von *Butalis restigerella*; Seitenansicht. Vergr. 20 : 1. *A*, After; *C*1, *C*2, Präsegmentalhöcker von *XIv*; *d*, Rückenschuppen; *M*, präsegmentaler Muskelfortsatz von *XIv*; *Is*, Intersegmentalmembran; *P*, Penis; *Scph*, Scaphium; *v*, Bauchschuppen.

---

[1] Die untersuchten Exemplare erhielt ich durch die dankenswerte Vermittlung des Herrn Oberstudienrates Prof. Dr. Lampert aus der Sammlung des verstorbenen Sanitätsrat Steudel in Stuttgart.

studieren. Die Rückenschuppe (Fig. 4 *XId*) bildet eine schmale hufeisenförmige Spange, von deren postsegmentalem, medialem Rand zwei langbehaarte Fortsätze entspringen. Mächtiger ist die elfte Bauchschuppe (Fig. 4 *XIv*) entfaltet. Während bei *Butalis cuspidella* (Fig. 3) eine seichte mediane Einkerbung in die postsegmentale Randzone einschnitt, dringt ein homologer Spalt bei *Butalis restigerella* (Fig. 5) oralwärts so tief in die Bauchschuppenwand ein, daß er die Präsegmentalleiste fast erreicht. Dadurch wird die größere anale Partie der Bauchschuppe in zwei laterale Hälften geteilt, die in ihrer Form und Behaarung den Valvae eines Copulationsapparates täuschend ähnlich sehen, sich ihnen aber morphologisch nicht vergleichen lassen, weil sie nicht als ventrale Auswüchse, sondern als Differenzierungen der Segmentwand aufzufassen sind. Dafür spricht schon die Tatsache, daß eine typische Intersegmentalmembran (Fig. 4 *Is*) ihren postsegmentalen Rand mit dem präsegmentalen des zwölften Chitinringes verbindet. Bei wahren Gonapophysen wäre das ganz ausgeschlossen.

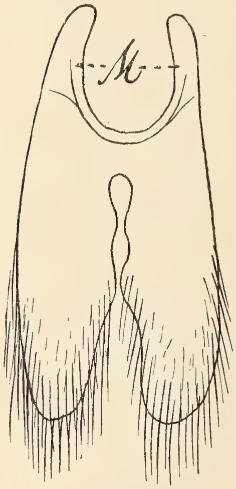


Fig. 5.
Elfte Bauchschuppe von *Butalis restigerella*; Ventralansicht. Vergrößerung 45 : 1. *M*, präsegmentale Muskelfortsätze.

Auch die vordere Partie der elften Bauchschuppe zeigt Reliefeigentümlichkeiten, welche wir sonst nur am Genitalsegment beobachten. Die schmale Präsegmentalleiste der stark gewölbten Bauchschuppe treibt nämlich an ihren lateralen Enden jederseits drei Höcker, von denen der eine (Fig. 4 C_1) dorsal gerichtet ist und als Condylus mit der Rückenschuppe artikuliert, während ein zweiter größerer Fortsatz oral ragt, um dem Saccus vergleichbar, Muskeln zur Insertion zu dienen (Fig. 4 *M*). Außerdem entspringt unmittelbar hinter der Präsegmentalleiste von der Innenwand der Bauchschuppe ein drittes Zäpfchen (Fig. 4 C_2), das mit dem zwölften Segmentringe in Verbindung tritt.

Dieser überraschenden Formähnlichkeit des elften Segmentringes mit einem Genitalsegment, welche Fig. 4 deutlich veranschaulicht, liegt nun aber keine morphologische Übereinstimmung zugrunde, denn der Copulationsapparat ist vollständig vorhanden. Bevor ich denselben genauer schildere, will ich noch den Bau des elften Chitingürtels bei *Butalis fallacella* beschreiben.

Erschwert schon bei *Butalis restigerella* die merkwürdige Gestalt des elften Segmentringes seine richtige Deutung, so gilt dies in noch erhöhtem Maße von *Butalis fallacella*, denn hier hat nicht bloß die Bauchschuppe tiefgreifende Umbildungen erlitten, sondern auch die Rückenschuppe. Die Bauchschuppe besitzt die Form einer tiefen Mulde (Fig. 6 *XIv*), deren verdickter Präsegmentalrand wie bei *Butalis restigerella* jederseits drei Höcker trägt, den dorsalen Condylus für das Lateralgelenk (Fig. 7 C_1), den oralen saccusähnlichen Muskelfortsatz (Fig. 7 *M*) und je einen breiten von der medialen Segmentwand entspringenden Zapfen (Fig. 7 C_2). Die postsegmentale Hälfte der Bauchschuppe ist stark verschmälert und in zwei lange, stark behaarte Fortsätze gespalten (Fig. 7 *XIv*), deren gedrehte und verbreiterte Enden dorsal aufgebogen sind.

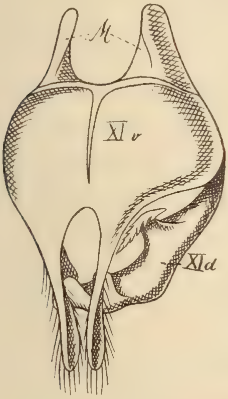


Fig. 6.
Elfter Segmentring von *Butalis fallacella*; Ventralansicht. Vergr. 35:1. *M*, präsegmentale Muskelfortsätze; *XIv*, Bauchschuppe; *XId*, Rückenschuppe.

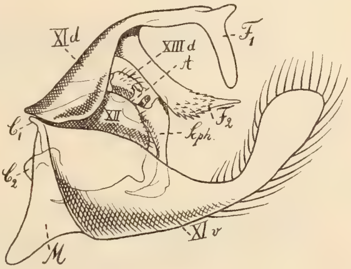


Fig. 7.
Hinterleibsende von *Butalis fallacella*; Seitenansicht. Vergr. 35 : 1. *A*, After; C_1, C_2, Präsegmentalhöcker der elften Bauchschuppe; *d*, Rückenschuppe; F_1, F_2, Fortsätze der elften Rückenschuppe; *M*, präsegmentaler Muskelfortsatz der elften Bauchschuppe; *Scph*, Scaphium; *v*, Bauchschuppe; *XI—XIII*, Segmente.

Die Rückenschuppe bildet einen stark chitinisierten, anal weit vorgezogenen Bügel, von dessen Unterseite zwei Paar Fortsätze ausgehen. Das eine Paar (Fig. 7 F_1), das am meisten anal steht, ist glatt und entspringt nahe der Medianlinie von dem Verbindungsstück des Chitinbügels, während die beiden andern längeren Haken (Fig. 7 F_2) weiter ventral von den Bügelschenkeln vorragen. Ihr zugespitztes Ende ist nach aufwärts gebogen und mit zahlreichen kurzen Dornen besetzt. Beide Anhangspaare ähneln in ihrer Form und Lage außerordentlich dem Uncus und Scaphium, welche bei andern Lepidopteren den After überragen, sind ihnen aber nicht homolog, denn der Enddarm mündet an einer ganz andern Stelle aus. Die ersten acht abdominalen Segmentringe sind somit vollzählich vorhanden.

Ich will nun im folgenden den Geschlechtsapparat, in dem das 12. und 13. Segment zu einem einheitlichen Ganzen zusammengefügt sind, einer genauen Analyse unterwerfen, um nachzuweisen, daß auch im Bereiche der Hinterleibsspitze keine Reduktion von Segmentteilen stattgefunden hat.

Obgleich der Copulationsapparat der Butaliden nach dem gleichen Plane gebaut ist, wie bei den übrigen Lepidopteren, so bieten doch die beiden letzten Segmentringe samt ihren Anhängen ein ganz verschiedenes Bild dar, je nachdem wir Vertreter der einen oder andern der beiden oben unterschiedenen Gruppen untersuchen, denn die Ausbildung der einzelnen Teile weicht bei *Butalis noricella* und *cuspicella* total ab von der Modellierung der homologen Stücke bei *Butalis restigerella* und *fallacella.* Während bei ersteren die mächtig entfalteten Komponenten des Geschlechtsapparates stets mehr oder weniger frei zutage treten, so daß ihre Deutung keine Schwierigkeiten macht, sind sie bei den andern Butaliden zu einem winzig kleinen Organkomplex zusammengeschrumpft, der unter den stark entwickelten Stücken des elften Segments so vollständig verborgen ist, daß man ihn leicht übersehen kann.

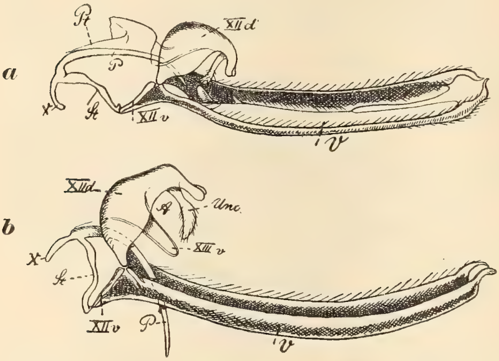


Fig. 8.

Seitenansicht des Geschlechtsapparates von *Butalis noricella.* Vergr. 40 : 1. *a*, Teile des Geschlechtsapparates in Ruhelage. *b*, Erektionsstellung. *A*, After; *d*, Rückenschuppe; *P*, Penis; *Pt*, Penistasche; *St*, ventral-mediale Stützspange des Penis; *V*, Valva; *v*, Bauchschuppe; *Unc*, Uncus; *x*, Blindsack des Penis; *XII—XIII*, Segmente.

Zu diesen generellen Differenzen gesellen sich spezifische Eigentümlichkeiten.

Bei *Butalis noricella* (Fig. 8) und *cuspidella* (Fig. 9) ist der zwölfte Segmentring, wie bei vielen andern Lepidopteren in zwei sehr ungleiche Hälften zerfallen (Fig. 8 und 9 *XII*), die, wie auch Stitz für *Butalis cuspidella* angibt, lateral gelenkig unterbrochen sind.

Gegenüber der mächtig entwickelten Rückenschuppe (Fig. 8 und 9 *XIId*), die als breiter Chitinbügel lateral weit ventral reicht, tritt die Bauchschuppe sehr an Größe zurück. Sie bildet nur eine schmale verdickte Leiste, welche die Basis der Valvae umsäumt (Fig. 8 und 9 *XIIv*).

Die Intersegmentalmembran zwischen dem elften und zwölften Segmentringe bleibt bei *Butalis noricella* vollkommen membranös. Bei *Butalis cuspidella* erhärtet dagegen ihre ventral-mediane Partie zu einem muldenförmigen, anal vorspringenden Saccus (Fig. 9 *Sa*), wie bei vielen Bombyciden, bei denen ich diese Saccusform zum ersten Male beschrieben habe (3).

Die Valvae (Fig. 8 und 9 *v*) sind bei beiden Formen sehr lang und kräftig, unterscheiden sich aber, abgesehen von spezifischen Formeigentümlichkeiten, durch ihre gegenseitigen Beziehungen. Während die rechte und linke Valva von *Butalis cuspidella* (Fig. 9 *v*) selbständig bleiben, bilden sie bei *Butalis noricella* eine Rinne (Fig. 8 *a v*), indem ihre ventral-medialen Ränder fest miteinander verwachsen. Da sich diese Verwachsung aber auf die mittlere Partie der Valvae beschränkt, bleiben nicht nur die distalen Abschnitte mit ihren medial gedrehten Spitzen frei, sondern es entsteht auch basal zwischen den Valvae (Fig. 8 *a v*) ein Spalt, der dem Penis (Fig. 8 *b P*) bei der Begattung den Durchtritt gestattet. Der sicheren Führung desselben dienen dabei offenbar zwei ungleich große Höcker (Fig. 8 *a v*), welche unmittelbar hinter dem Spalt auf der Verwachsungsnaht stehen.

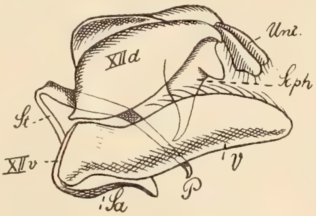


Fig. 9.
Seitenansicht des Geschlechtsapparates von *Butalis cuspidella*. Vergr. 40 : 1. *d*, Rückenschuppe; *v*, Bauchschuppe; *P*, Penis; *Sa*, Saccus; *Scph*, Scaphium; *St*, mediale Stützspange des Penis; *V*, Valva; *Unc*, Uncus.

Der Penis (Fig. 8 *P*), in einer weiten Penistasche (Fig. 8 *a Pt*) geborgen, fällt bei den genannten Arten als ein dünnes, stabförmiges Rohr auf, das bei *Butalis noricella* stärker gebogen ist als bei *Butalis cuspidella* (Fig. 8 und 9 *P*). Die Basis des Penis, bei *Butalis noricella* in einen hakenförmigen Muskelfortsatz (Fig. 8 *x*) verlängert, ist mit einer ventral-medialen Stützspange (Fig. 8 und 9 *St*) fest verbunden, die mit der zwölften Bauchschuppe artikulierend ein hebelartiges Vor- und Zurückschieben des Penis ermöglicht (Fig. 8 *a* und *b*).

Die Teile des dreizehnten Segments, welche mit der zwölften

Rückenschuppe in Zusammenhang stehen, sind bei *Butalis noricella* und *cuspidella* verschieden gestaltet. Das Analsegment von *Butalis cuspidella* hat Stitz (2) bereits richtig beschrieben. Es besteht aus einem in zwei kleine behaarte Zipfel verlängerten Uncus (Fig. 9 *Unc*) und dem mit einem starken Chitinhaken endigenden Scaphium (Fig. 9 *Scph*). Uncus und Scaphium sind gelenkig miteinander verbunden. Bei *Butalis noricella* hängt der paarige Uncus (Fig. 8 *Unc*) unter der dachartig vorgezogenen zwölften Rückenschuppe als keulenförmiger Anhang mit dichter Behaarung. Ein Scaphium finden wir bei *Butalis noricella* nicht. Die ventrale Hälfte des Aftersegments wird durch eine zarte Membran (Fig. 8 *XIIIv*) gebildet, deren Ränder schmale Leisten versteifen.

Ein ganz andres Bild bietet der Geschlechtsapparat von *Butalis restigerella* und *fallacella*, denn er ist so klein und verborgen, daß er bei oberflächlicher Betrachtung gar nicht auffällt. Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Arten mit gegliedertem Segmentringe bewahrt der Chitingürtel des zwölften Segments bei *Butalis restigerella* und *fallacella* seinen larvalen Bau und bildet einen allseitig geschlossenen, breiten Ring, der ventral und lateral außerordentlich stark chitinisiert ist (Fig. 10 und 11 *XII*), während eine schmale dorsale Zone membranös bleibt.

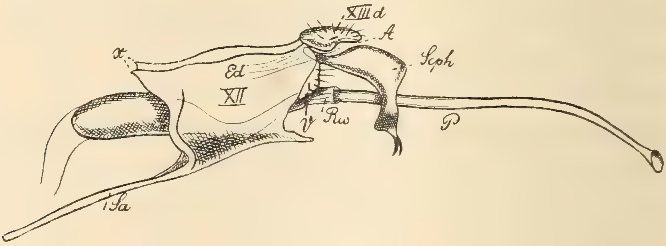


Fig. 10.

Seitliche Ansicht des Geschlechtsapparates von *Butalis restigerella*. Vergr. 40 : 1. *A*, After; *d*, Rückenschuppe; *Ed*, Enddarm; *P*, Penis; *Rw*, Ringwall der Penistasche; *Sa*, Saccus; *Scph*, Scaphium; *V*, Valva; *x*, Präsegmentalfortsätze; *XII*, *XIII*, Segmente.

Seine Verbindung mit dem elften Segmentringe erfolgt außer durch die ringförmige Intersegmentalmembran durch höckerartige Vorsprünge, welche, wie bereits erwähnt, teils der elften Bauchschuppe, teils dem zwölften Segment angehören. Ventral von der Gelenkstelle des elften Segmentringes entspringt von der medialen Wand der elften Bauchschuppe jederseits ein niedriger Zapfen, den ich oben (S. 312) bereits beschrieben habe (Fig. 4 C_2). Obgleich sich derselbe an die Präsegmentalleiste des Genitalsegments anlegt, erscheint es mir fraglich, ob er als Gelenkhöcker funktioniert, da eine entsprechende Gelenkgrube fehlt. Meiner Ansicht nach dient dieser Höcker nur als Sperrvorrichtung, um nach der Copulation ein allzu weites Zurückziehen des Genitalapparates zu verhindern.

Ferner entsendet die Präsegmentalleiste des zwölften Segments jederseits an der Grenze der membranösen Dorsalpartie und der starren Lateralzone einen Fortsatz (Fig. 10 und 11*x*), der an das laterale Gelenk des elften Segmentringes herantritt.

Ungleich höhere morphologische Bedeutung als die präsegmentalen Formeigentümlichkeiten besitzt das Relief des hinteren Segmentrandes. Bei *Butalis restigerella* (Fig. 10) ist seine ventral-laterale Partie jederseits nahe der ventralen Medianlinie halbkreisförmig ausgeschnitten, so daß eine schmale ventral-mediane Zone der Segmentwand als kleiner zipfelartiger Vorsprung (Fig. 10) bestehen bleibt. Oberhalb des Einschnitts liegen die Valvae (Fig. 10 *v*). Dieselben sind vollkommen rudimentär und nur als niedriger, fein behaarter Saum kenntlich. Bei *Butalis fallacella* (Fig. 11 *V*) umsäumen die Valvae die ganze ventral-laterale Hälfte des Postsegmentalrandes, der sich ventral jederseits in einen kleinen Höcker verlängert.

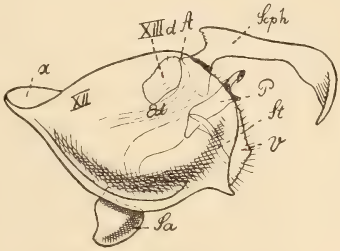


Fig. 11.

Seitenansicht des Geschlechtsapparates von *Butalis fallacella*. Vergr. 40 : 1. *A*, After; *d*, Rückenschuppe; *Ed*, Enddarm; *P*, Penis; *Sa*, Saccus; *Scph*, Scaphium; *St*, Stützspange des Penis; *V*, Valva; *x*, Präsegmentalfortsatz.

Die auffallend geringe Entwicklung der Valvae bei *Butalis fallacella* und *restigerella* steht in engster Correlation mit der eigenartigen Gestaltung des elften Segmentringes. Während bei *Butalis noricella* und *cuspidella* mit stark entwickelten Valvae der Chitingürtel des elften Segments keine oder nur geringfügige Änderungen erfährt, übernimmt er bei den übrigen Butaliden die Funktion der primitiven Valvae und erhält demzufolge jene eigenartige Form und Gliederung, welche ihm das Aussehen eines Genitalsegments gibt, und andre Beobachter verleitete, ihn als solches zu deuten und zu beschreiben.

Der Penis, bei *Butalis restigerella* und *fallacella* von spezifisch verschiedener Länge und Gestalt, steckt innerhalb des zwölften Segmentringes. Obgleich man an ihm bei Anwendung starker Vergrößerungen, wie bei andern Lepidopteren, einen membranösen Basalteil und ein stark chitinisiertes Endstück unterscheiden kann, so fällt doch bei der Kleinheit des Objekts hauptsächlich nur das letztere auf. Dasselbe ist bei *Butalis restigerella* (Fig. 10 *P*) ungeheuer lang und überragt oral und anal nicht allein die Ränder des zwölften Segmentringes, sondern anal sogar die Hinterleibsspitze (Fig. 4 *P*). Sein kolbig aufgetriebener Basalteil verengert sich noch innerhalb des Segments zu einer feinen Röhre, die nach rechtsseitiger Biegung das Segment verläßt, um sich außerhalb desselben nach links zu krümmen und mit kelchartig erweiterter Spitze zu enden. Die letzte Hälfte des Penisendstückes steckt in einer äußerst zarten Tasche, die ringwallartig über den postsegmentalen Rand des zwölften Segments vorragt (Fig. 10 *Rw*).

Der Penis von *Butalis fallacella* (Fig. 11 *P*) ist winzig klein. Sein Endstück bildet eine kurze, anal sich verjüngende Röhre, deren Spitze einen kleinen ventralen Fortsatz trägt und den postsegmentalen Segmentrand nur wenig überragt. Die Basis des Endstückes ruht in der Gabel einer ventralmedialen Stützspange (Fig. 11 *St*), die mit dem postsegmentalen Rand des zwölften Segments verbunden ist.

Der dorsalen, postsegmentalen Zone des zwölften Segmentringes sind die Teile des Analsegments beweglich angefügt. Bei *Butalis restigerella* sowohl, wie bei *fallacella* deckt die 13. Rückenschuppe (Fig. 10 und 11 *XIIId*), wie auch Stitz für *Butalis fallacella* angibt, als kleines spärlich behaartes Plättchen den After. Das Scaphium (Fig. 10 und 11 *Scph*) ragt als langer, stark gebogener Haken von spezifisch verschiedener Gestalt ventral, der durch basale den Enddarm umgreifende Spangen mit der Rückenschuppe artikuliert.

Dies sind die tatsächlichen Befunde, welche ich durch sorgfältige Studien festgestellt habe. Es erübrigt mir nun noch, meine Resultate mit den Angaben meiner Vorgänger zu vergleichen und die zahlreichen Irrtümer, welche sich in die Untersuchungen von Hofmann (1) und Stitz (2) eingeschlichen haben, zu berichtigen.

Der Hauptfehler beider Autoren ist die falsche Deutung des elften Segmentringes. Obgleich sie die Zusammensetzung des Geschlechtsapparates bei Formen, welche *Butalis noricella* und *cuspidella* nahestehen, abgesehen von geringfügigen Einzelheiten, richtig schildern, haben sie sich bei *Butalis fallacella* und verwandten Arten durch die eigenartige Umbildung des elften Segmentringes verleiten lassen, seine Bauch- und Rückenschuppe als Teile des Copulationsapparates zu deuten, während sie den eigentlichen

Genitalapparat wohl gesehen, ja sogar abgebildet, aber nicht als solchen erkannt haben. Infolgedessen wird es verständlich, weshalb sie am Abdomen der Butaliden nur neun Segmentringe entdecken konnten.

Nach HOFMANN (1, S. 338) setzt sich der Geschlechtsapparat der Butaliden aus vier Stücken zusammen, der dorsalen Afterklappe, den lateralen Genitalklappen, einer »unteren«, ventralen Klappe und dem Penis, welcher zwischen diesen Teilen liegt.

Was zunächst das als »untere Klappe« bezeichnete Chitinstück anbetrifft, das HOFMANN bei *Butalis parvella*, *seliniella*, *senescens*, *palustris*, *laminella* beschreibt, so repräsentiert dasselbe nichts andres als die elfte Bauchschuppe. Wie ich schon bei *Butalis cuspidella*, die mit den obengenannten Arten übereinstimmt, bemerkte, hat die elfte Ventralplatte die Tendenz, eng an den Genitalapparat heranzutreten. Dadurch haben sich HOFMANN und auch STITZ bezüglich ihres morphologischen Wertes täuschen lassen.

Bei *Butalis fallacella* u. a. soll nach HOFMANN die »untere Klappe« fehlen. Das ist aber durchaus nicht der Fall, denn die von HOFMANN als »Genitalklappen« beschriebenen Gebilde, die ich als Differenzierungen der elften Bauchschuppe erkannt habe, entsprechen der »unteren Klappe« andrer Butaliden. Mit den eigentlichen Genitalklappen, den Valvae, lassen sie sich dagegen nicht vergleichen, denn diese gehören dem zwölften, die Genitalklappen im Sinne HOFMANNS aber dem elften Segment an. Ihre Erklärung findet diese falsche Deutung in der außerordentlich primitiven Entwicklung der Valvae von *Butalis fallacella* u. a. Wie ich oben geschildert habe, sind dieselben winzig klein, so daß HOFMANN sie völlig übersehen hat und in dem Bemühen, sie zu finden, durch äußere Formähnlichkeiten getäuscht, Teile der elften Bauchschuppe als Genitalklappen gedeutet hat.

Auch die »Afterklappe« besitzt bei vielen Butaliden einen ganz andern Wert, als HOFMANN ihr zuerkennt. Während sie bei *Butalis parvella*, *noricella*, *cuspidella* usw. die Afteröffnung trägt, entspricht sie bei *Butalis fallacella*, *restigerella*, *fuscocuprea* nicht dem Analsegment, sondern repräsentiert die elfte Rückenschuppe. Man braucht keine Längsschnitte zu studieren, um sich zu überzeugen, daß der Enddarm hier nicht ausmündet. Schon die Betrachtung des macerierten Abdomens zeigt deutlich, daß der After viel weiter ventral innerhalb des kleinen zwölften Segments liegt (Fig. 10 u. 11 *Ed* u. *A*).

Indem HOFMANN seine ganze Aufmerksamkeit auf den elften

Segmentring konzentrierte, und Bauch- und Rückenschuppe desselben als Stücke des Copulationsorgans deutete, hat er bei *Butalis fallacella* usw. den Genitalapparat nicht als solchen erkannt. Vielmehr beschreibt er den ganzen Komplex als Penisscheide oder Hülle, da er in dem kapselartigen zwölften Chitinring den kleinen Penis liegen sah: »In dem Winkel, welchen die beiden eben geschilderten Klappen (After- und Genitalklappen) miteinander bilden, springt nun die höchst merkwürdig gestaltete Penisscheide oder Hülle hervor, welche aus einer fast viereckigen, oben mit einer flachen Decke geschlossenen, hinten und unten offenen Chitinkapsel besteht, deren hinterem oberen, in drei kleine stumpfe Spitzchen endenden freien Rand ein gerade nach abwärts sehender, unten rechtwinklig nach vorn umgebogener starker Haken beweglich verbunden ist.«

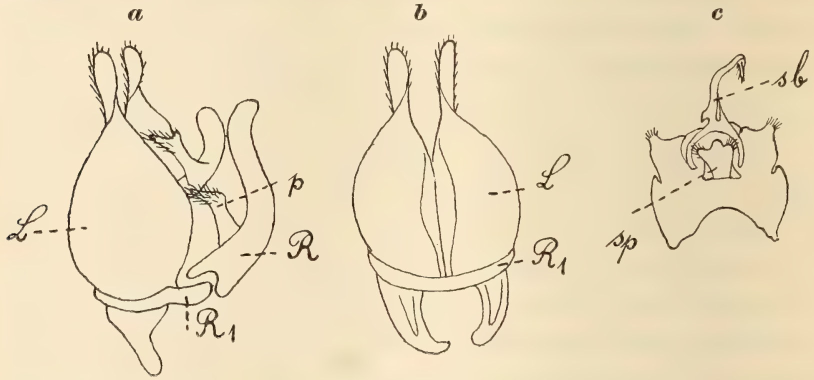


Fig. 12.

Geschlechtsapparat von *Butalis fallacella* nach Stitz, Taf. VII, Fig. 15, 16 und 17. *a*, Seitenansicht. *b*, Dorsalansicht, *c*, Aftersegment. *L*, Lateralklappen; *p*, Fortsatz der 12. Bauchschuppe; *R*, Ventralstück; R_1, Dorsalstück des 12. Segments; *sb*, Subanalstück (Scaphium); *sp*, Supraanalstück (Uncus).

Während Hofmann die Teile des elften Segments zwar falsch deutet, aber nach Form und Lage wenigstens richtig beschreibt, ist Stitz zu allem andern noch das Unglück passiert, bei *Butalis fallacella* Dorsal- und Ventralseite zu verwechseln. Auf S. 159 gibt Stitz folgende Schilderung des abdominalen Hautskeletts von *Butalis fallacella*, zu deren Verständnis ich die in Fig. 12 reproduzierten Abbildungen von Stitz beifüge.

»Die Segmentierung läßt wie bei *Butalis cuspidella* ebenfalls nicht zehn, sondern nur neun Segmente erkennen. — Das achte Segment charakterisiert sich durch seine Umbildung als Genitalsegment, darin liegt das Analsegment.

Besondere Beachtung verdienen bei *Butalis fallacella* die beiden letzten Segmente. Das achte Segment (das eigentliche neunte) stellt auch hier einen schmalen Ring dar (Fig. 12 *R*), welcher dorsalwärts vom vorhergehenden Segment stark abgesetzt ist. Er ist seitlich durch je ein Gelenk unterbrochen und trägt Lateralklappen (Fig. 12 *L*), welche bauchig und ausgehöhlt sind. Ihre Enden sind klein, ohrartig, und nach außen um ihre Achse gedreht. Den Namen Lateralklappen verdienen sie hier eigentlich nicht, denn sie sind so weit dorsalwärts[1] gerückt, daß sie sich in der Mittellinie berühren und hier wie durch eine Naht verbunden sind (Fig. 12 *b*). Für die beiden, sonst hier liegenden Analstücke ist also kein Raum vorhanden und diese Teile sind daher ganz in die Mitte des Genitalsegments gerückt. Ventral[1] trägt der Ring desselben wieder eine Klappe, die durch zwei kreuzartig gestellte Chitinleisten (Fig. 12 *a R*) verstärkt wird, welche jederseits einen Fortsatz tragen (Fig. 12 *p*). Dieser endigt mit einem stärker chitinisierten, zugespitzten Kolben, der mit kurzen Dornen besetzt ist.«

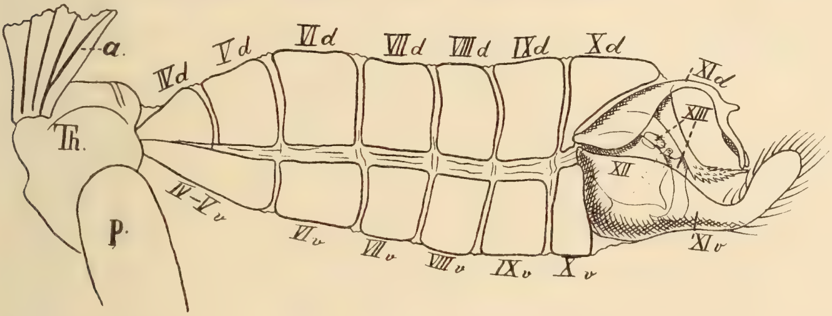


Fig. 13.
Seitliche Ansicht des Abdomens von *Butalis fallacella.* Vergr. 20 : 1. *a*, Flügel; *Th*, Thorax; *p*, Bein; *d*, Rückenschuppen; *v*, Bauchschuppen; *IV—XIII*, Segmente.

Diese Beschreibung ist topographisch grundfalsch. Aus den übereinstimmenden Schilderungen von Hofmann und mir geht unzweifelhaft hervor, daß die betreffenden Teile gerade umgekehrt liegen, wie Stitz es angibt.

Um jeden Zweifel an der Berechtigung meiner Kritik zu zerstreuen, habe ich in Fig. 13 das Abdomen von *Butalis fallacella* im Zusammenhange mit dem Thorax gezeichnet, woraus der Leser einen Überblick über die Lage der fraglichen Chitinstücke (Fig. 13 *XI d* und *v*) erhält. Vergleicht man diese Abbildung mit den Figuren

---

[1] Von mir gesperrt.

von Stitz, so unterliegt es keinem Zweifel, daß Stitz seine Präparate falsch orientiert hat. Hätte er die von ihm beschriebenen Teile im Zusammenhange mit dem abdominalen und thorakalen Hautskelett betrachtet, so würde er sofort erkannt haben, daß die von ihm als »Lateralklappen« bezeichneten Stücke der elften Bauchschuppe, deren Verschiebung nach der Dorsalseite er noch besonders betont, nicht dorsal, sondern ventral zusammenstoßen. Bei der Deutung der einzelnen Teile ist Stitz in die gleichen Irrtümer verfallen wie Hofmann. Da er den modifizierten elften Segmentring als Genitalsegment auffaßt, konnte er die Zahl von zehn Abdominalsegmenten natürlich nicht nachweisen.

Den winzigen Copulationsapparat bildet auch Stitz ab, doch sind ihm an demselben nur die Analstücke aufgefallen, die er topographisch und morphologisch ganz richtig beschreibt (S. 160, Abs. 3):

»In der Mitte des Genitalsegments liegen, wie soeben bemerkt, Genital- und Analöffnung. Die beiden Deckstücke der letzteren sind hier nicht ohne weiteres wieder zu erkennen. Das Dorsalstück (Fig. 12*c Sp*) ist ein dreieckiges Plättchen, dessen Ende in drei abgerundete Zipfel ausläuft, einen medialen und zwei laterale. Der mediale ist stärker chitinisiert. Die beiden lateralen tragen kurze Borsten. Das Ventralstück ist in einen stark chitinisierten, scharf nach abwärts gebogenen Haken (Fig. 12*c Sb*) verlängert, dessen umgebogene Spitze bedornt ist. Seine Basis geht in zwei Chitinleisten, nach der Dorsalseite zurück, welche mit dem Dorsalstück in Verbindung treten.«

Auf die Deutung des breiten Chitinringes, der diese Analstücke trägt, geht Stitz gar nicht ein, obgleich er ihn abbildet (Fig. 12*c*). Der Gedanke, daß diese Chitinkapsel das von ihm vermißte Segment repräsentieren könnte, ist Stitz anscheinend nicht gekommen. Wie ich nachgewiesen habe, entspricht das fragliche Gebilde dem zwölften Segmentring. Über den Penis macht Stitz mangels genügenden Materials keine Angaben.

Bei der eigenartigen Gestaltung des Genitalapparates der Butaliden sind Irrtümer in der morphologischen Deutung der einzelnen Stücke begreiflich und verzeihlich. Es liegt mir deshalb auch ganz fern, meinen Vorgängern wegen solcher Versehen irgendwelche Vorwürfe zu machen. Da ich ein unvergleichlich größeres Material als Hofmann und Stitz untersuchte, konnte ich natürlich viel leichter als sie in den morphologischen Zusammenhang der letzten

Abdominalringe der Butaliden eindringen, zumal mir die modernsten technischen Hilfsmittel zur Verfügung standen. Aber solche Versehen, wie die Verwechslung von Dorsal- und Ventralseite, lassen sich in einer wissenschaftlichen Publikation nicht entschuldigen.

Erlangen, im April 1905.

Literaturverzeichnis.

1. Hofmann, Beiträge zur Kenntnis der Butaliden. Stett. entom. Zeitung. Jahrg. 49. S. 335. 1888.
2. Stitz, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. XLIX. S. 135. 1900.
3. Zander, Beiträge zur Morphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. S. 557. 1903.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsiebzigster Band

Drittes Heft

Mit 7 Tafeln und 14 Figuren im Text

Smithsonian Institution,
AUG 12 1905
National Museum.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1905

Ausgegeben den 28. Juli 1905.

Inhalt.

	Seite
Hugo Merton, Über die Retina von *Nautilus* und einigen dibranchiaten Cephalopoden. (Mit Taf. XVII—XIX u. 2 Fig. im Text.)	341
Leonhard Scheben, Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Ascaris megalocephala*. (Mit Taf. XX, XXI u. 3 Fig. im Text.)	396
Michael Nowikoff, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. (Mit Taf. XXII, XXIII und 9 Fig. im Text.)	432

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung	Die Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Bibliotheca historico-naturalis. Verzeichnis der Bücher über Naturgeschichte, welche in Deutschland, Skandinavien, Holland, England, Frankreich, Italien und Spanien in den Jahren 1700 bis 1846 erschienen sind. Von Wilh. Engelmann. Erster Band: Bücherkunde. Hülfsmittel. Allgemeine Schriften. Vergleichende Anatomie und Physiologie. Zoologie. Palaeontologie. Mit einem Namen- und Sachregister. gr. 8. 1846. (VIII u. 786 S.) . . . . *M* 11.—

Bibliotheca zoologica. Verzeichnis der Schriften über Zoologie, welche in den periodischen Werken enthalten und vom Jahre 1846 bis 1860 selbständig erschienen sind. Mit Einschluß der allgemein-naturgeschichtlichen, periodischen und palaeontologischen Schriften. Bearbeitet von J. V. Carus und Wilh. Engelmann. 2 Bände. — A. u. d. T.: Bibliotheca historico-naturalis. Herausgegeben von Wilh. Engelmann. Supplement-Band, enthaltend die in den periodischen Werken aufgenommenen und die vom Jahre 1846—1860 erschienenen Schriften. (Mit einem vollständigen Sach- und Autoren-Register.) gr. 8. 1861. (I. Bd. X u. S. 1—950; II. Bd. XXIV u. S. 951—2144.)

Herabgesetzter Preis *M* 16.—

Über die Retina von Nautilus und einigen dibranchiaten Cephalopoden.

Von

Hugo Merton.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel XVII—XIX und zwei Figuren im Text.

Bei Erörterungen über die allmähliche Ausgestaltung der Sehorgane besitzt gerade das *Nautilus*-Auge eine wichtige Bedeutung, da es das einzige bekannte eigentliche Camera-Auge ist und ein Übergangsstadium zwischen dem Typus des Grubenauges und dem des sehr verbreiteten Blasenauges darstellt. Es muß daher von Interesse sein, über die Retina dieses Auges Näheres zu erfahren, um feststellen zu können, in welchem Verhältnis der Bau der Retina zur sonstigen Ausbildung des Auges steht.

Die Retina von *Nautilus* ist wahrscheinlich deshalb bisher noch nicht mit den Methoden der modernen mikroskopischen Technik genauer untersucht worden, weil es bei der Seltenheit des Materials fast ausgeschlossen ist, gut konservierte Augen zu bekommen. Auch mir stand kein histologisch konserviertes Material zu Gebote, so daß ich mich genötigt sah, zu meinen Untersuchungen Augen zu verwenden, die lediglich in Alkohol konserviert waren. Infolgedessen stieß ich beim Studium der feineren Verhältnisse der Retina auf ziemlich große Schwierigkeiten, da selbstverständlich durch Quellung und Maceration der verschiedenen Elemente mannigfache Täuschungen nahelagen, und auch Vergleiche mit ähnlich gebauten Retinae die Untersuchungen zunächst nicht zu fördern vermochten. Immerhin gelang es doch, nach Anfertigung zahlreicher Präparate und Auswahl geeigneter Stellen, bis auf wenige Punkte Klarheit zu gewinnen; damit war denn auch die Möglichkeit eines Vergleichs der Retina mit jener der dibranchiaten Cephalopoden gegeben.

Auf die Retina letzterer näher einzugehen, lag ursprünglich nicht in meiner Absicht, zumal es nach den zahlreichen Untersuchungen, die hierüber vorliegen, überflüssig erscheinen möchte, die bisherigen Ergebnisse erneut nachzuprüfen. Als ich jedoch bei Herstellung einiger Schnittserien der Retina von *Sepia* und *Eledone*, die wesentlich als Vergleichsmaterial dienen sollten, meine mikroskopischen Bilder mit den Schilderungen und Abbildungen der vorhandenen Arbeiten verglich, vermochte ich keine vollständige Übereinstimmung mit den bisherigen Ergebnissen zu erzielen. Deshalb entschloß ich mich, auch die Retinae dieser Formen zu untersuchen. Dabei wurden im großen ganzen die bisherigen Befunde bestätigt; dazu gesellten sich aber einige neue Ergebnisse, die zusammen mit dem schon Bekannten zu einer von der bisherigen abweichenden Auffassung des Baues der nervösen Elemente führten. Auch für die Dibranchiaten können meine Ergebnisse leider keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen; gerade die neuen Ergebnisse konnten wegen der Mangelhaftigkeit, die jeder Konservierungsmethode mehr oder weniger anhaftet, und wegen der außerordentlichen Zartheit der Retinaelemente nicht so ausgiebig geprüft werden, wie es im Interesse des Gegenstandes wünschenswert gewesen wäre. Hierüber werden erst Untersuchungen am lebenden Material und mit noch besseren Konservierungsmethoden endgültigen Aufschluß geben können; so ist es auch nicht ausgeschlossen, daß das Wenige, womit ich unsre Kenntnisse der Retina fördern zu können glaube, zum Teil bei späteren Untersuchungen zusammen mit neuen Ergebnissen andre Deutungen erfahren wird.

Die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen verdanke ich Herrn Prof. Dr. O. Bütschli. Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für das ständige Interesse und die anhaltende Unterstützung, die er mir bei der Ausführung der Arbeit in liebenswürdigster Weise zuteil werden ließ, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. A. Schuberg bin ich für zahlreiche wertvolle Ratschläge sehr zu Dank verpflichtet.

Material und Methoden.

a. *Nautilus.* Als Material für die Untersuchung der *Nautilus*-Retina standen mir zwei Paar Augen von *Nautilus pompilius* zur Verfügung, über deren Konservierung mir nichts bekannt ist; vermutlich sind sie direkt in Alkohol fixiert worden. Das eine Paar Augen eines ausgewachsenen Tieres verdankt das zoologische Institut der Güte des Herrn Prof. Dr. Haller, es stammt von der Semonschen Reiseausbeute her; das andre Paar Augen, resp. das ganze Exemplar eines jüngeren *Nautilus pompilius*, wurde dem zoologischen Institut von Herrn Dr. Lobianco in Neapel in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt. Der Erhaltungszustand war ein mäßig guter; das erstgenannte Augenpaar war stark geschrumpft; die Retinae hatten sich zum Teil von ihrer Unterlage abgehoben und sich stark gefaltet, während die Augen des zweiten *Nautilus* im wesentlichen ihre natürliche Form bewahrt hatten, aber im distalen Teil der Retina starke Defekte aufwiesen. Bei der Färbung der Retinae stieß ich auf große Schwierigkeiten, da sich mit den gewöhnlichen Kern- und Plasmafarbstoffen nichts erreichen ließ; mit Boraxkarmin hatte ich gar keinen Erfolg, und DELAFIELDsches Hämatoxylin gab auch nur diffuse Färbung. Viel bessere Resultate erzielte ich mit den kräftiger färbenden Anilinfarbstoffen, wie Toluidinblau und polychromes Methylenblau nach UNNA, beides Farben, die bei der Einfachheit ihrer Anwendung durch ihre polychromen Färbungen oft recht übersichtliche Präparate ergaben. Bei Toluidinblau verwandte ich mit Erfolg Beizen, und zwar entweder vor der Färbung Beizung mit Ammoniummolybdat nach BETHE (LEE und MAYER, S. 361) oder nachher mit Tannin-Brechweinstein, wie es Prof. SCHUBERG empfiehlt (diese Zeitschrift, Bd. LXXIV, S. 194). Mit diesen Methoden vermochte ich nervöse Fibrillen darzustellen, und hatte in ihnen zugleich eine Kontrollfärbung für die Eisenhämatoxylinmethode nach M. HEIDENHAIN, die am deutlichsten alle faserigen Gebilde färbte. Nach der Eisenhämatoxylintinktion färbte ich meist mit 1%igem wässerigem Säurefuchsin nach und erhielt damit die brauchbarsten Bilder, indem hierbei Täuschungen, wie sie nach teilweiser Extraktion des Hämatoxylins mit Eisenalaun vorkommen, so gut wie ausgeschlossen waren. Auch die R. HEIDENHAINsche Färbung mit wässerigem Hämatoxylin und nachheriger Beize mit chromsaurem Kali lieferte zum Teil gute Bilder; ebenso erzielte ich mit der Eisenhämatoxylinmethode nach BÜTSCHLI (essigsaures Eisenoxyd — wässeriges Hämatoxylin) bei sehr dünnen Schnitten recht gute Präparate. Alle diese Färbungen wurden an Schnitten vorgenommen, nachdem ich mit Stückfärbung keine guten Erfahrungen gemacht hatte. Schnitte von 3 μ und weniger gelangen nur dann, wenn die der Retina unterlagernde dicke Schicht von Bindegewebe vor dem Einbetten entfernt worden war. Handelte es sich darum, die Retina im Zusammenhang mit dem darunter befindlichen Bindegewebe im Präparat zu erhalten, wie z. B. bei der Untersuchung des Zutritts der Nervenfasern, so benutzte ich für dünne Schnitte Mastix-Kollodium nach HEIDER. Bei der Herstellung von Längsschnitten[1] und zusammenhängenden Querschnittserien der Retina stieß ich auf große Schwierigkeiten, indem einmal wegen der starken Faltung der Retina die einzelnen Elemente in den verschiedensten Richtungen verliefen, und weil ferner die Elemente der distalen Retinaregion oft eine ganz andre Richtung hatten als die basalen; eine zusammenhängende Querschnittserie war daher der reine Zufall. Zum Bleichen des Pigments verwandte ich ein Gemisch von 85 Teilen 96%igen Alkohol und 15 Teilen Salpetersäure und einer Messerspitze von KCl oder $KClO_3$. Bei dieser Methode ist zu beachten, daß das Objekt mit dem KCl bzw. $KClO_3$ nicht in längere Berührung kommt, was eine Zerstörung des Gewebes zur Folge hat; am besten hängt man daher das Objekt in der Flüssigkeit auf. Will man den Vorgang der Entpigmentierung, der doch immerhin einige Tage in Anspruch nimmt, beschleunigen, so bringt man das Gefäß mit dem Objekt in den Thermostaten von etwa 38° und spart damit die Hälfte der Zeit; häufiges Nachsehen ist hierbei sehr zu raten, um das Objekt nach Beendigung des Bleichprozesses sofort aus der Flüssigkeit herauszunehmen und gründlich auszuwaschen, da eine längere Einwirkung des Gemisches nunmehr Maceration zur Folge hat. Mit Erfolg verwandte ich zum Entpigmentieren auch Chromsalpetersäure nach JANDER (Zeitschrift für wiss. Mikr., Bd. XV, S. 163); diese Flüssigkeit greift das Gewebe gar nicht an und eignet sich sehr zur Schnittentpigmentierung, während sie im Stück bei meinen Objekten zu lange Zeit in Anspruch nahm. Vor der Entpigmentierung überzog ich die Schnitte auf dem Objektträger mit einer dünnen Schicht einer $^1/_2{}^0/_0$igen Photoxylinlösung, um ein Ablösen bei der Einwirkung der Chromsäure zu verhüten (nach BLOCHMANN, Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XIV, S. 194).

---

[1] Ich verwende die Bezeichnungen Längs- und Querschnitt, je nachdem die Retinazellen auf dem Schnitt längs oder quer getroffen sind.

b. Dibranchiaten. Mein Material von dibranchiaten Cephalopoden war in der Zoologischen Station in Neapel konserviert worden, und zwar standen mir die Augen folgender Species zur Verfügung: *Sepia officinalis*, *Eledone moschata*, *Illex coindetii*, *Octopus vulgaris*, *Loligo vulgaris* und *Sepiola rondeletii*. Bei der vorläufigen Durchmusterung der verschiedenen Arten erwiesen sich die drei erstgenannten hinsichtlich der Größe ihrer Retinaelemente und ihrer Konservierung geeigneter für die feinere Untersuchung als die übrigen, weshalb ich mich entschloß, mich auf sie zu beschränken. Konserviert waren die Augen teils in Sublimat-Eisessig, teils in ZENKERschem Gemisch, FLEMMINGschem Gemisch und $4{}^0/_0$igem Formol. Besonders gut fand ich die in ZENKERschem Gemisch konservierten Retinae, abgesehen davon, daß sie zuweilen keine so prägnante Kernfärbung ergaben, wie die nach andern Methoden fixierten. Zum Färben verwandte ich einerseits HEIDENHAINS Eisenhämatoxylinmethode, die ich meist mit Bordeauxvorfärbung, bzw. Säurefuchsin- oder Orangenachfärbung kombinierte; ferner Boraxkarmin als Kernfarbstoff und zur Plasmanachfärbung Osmium-Holzessig oder die von BLOCHMANN eingeführte Flüssigkeit mit verschiedenem Pikrinsäurezusatz[1]; beide Kombinationen sind zuerst von Prof. SCHUBERG in der mikroskopischen Technik angewandt worden und lieferten mir sehr klare, übersichtliche Bilder. Die BLOCHMANNsche Flüssigkeit färbte die Nervenfasern schwach gelblich, während die übrigen plasmatischen Bestandteile blau tingiert wurden. Diese differente Färbung der Nervenfasern veranlaßte mich, die Färbung mit Boraxkarmin, Osmium und Holzessig, welche die Nerven bräunen, mit der BLOCHMANNschen Flüssigkeit zu kombinieren, was zum Teil vorzügliche Resultate lieferte. Dabei verfuhr ich so, daß ich alle Färbungen im Stück ausführte bis auf die mit BLOCHMANNscher Flüssigkeit, die ich auf die Schnitte einwirken ließ. Die Art der Färbung soll weiter unten bei der histologischen Beschreibung geschildert werden. Zur Entpigmentierung dienten mir die schon für *Nautilus* angegebenen Methoden.

Schließlich möchte ich noch in bezug auf die Schnittrichtungen bemerken, daß ich neben Vertikalschnitten durch die Retina auch besonderes Gewicht auf zusammenhängende Flächenschnittserien gelegt habe. Dies möchte ich deshalb hier betonen, weil mich die Flächenserien zuerst zu den von den bisherigen abweichenden Ergebnissen führten.

A. Nautilus.

Die Sonderstellung, welche das *Nautilus*-Auge unter den Cephalopoden im speziellen und auch unter den Lichtsinnesorganen der übrigen Organismen einnimmt, wurde schon frühzeitig erkannt, aber zuerst nur unter großem Vorbehalt mitgeteilt. Bereits aus dem Jahre 1832 besitzen wir eine Schilderung der gröberen Verhältnisse der *Nautilus*-Augen von R. Owen, der schon erkannte, daß sie »das einfachste Verhalten eines Sehorgans zeigen, indem sie einzig aus einer dunklen kugligen Höhlung (Camera obscura) bestehen, in welche durch eine einzige Öffnung Licht zugelassen wird, während an der entgegengesetzten Seite ein Nerv ausgebreitet ist, den Lichteindruck aufzunehmen« (nach Hensen [65] zitiert S. 203). Besonders auffallend schien ihm das Fehlen jeglichen dioptrischen Apparates, denn er vermochte nicht die Spur von einem Glaskörper und einer Linse in dem Augenlumen zu entdecken, Verhältnisse, die er der Konservierung zuschreiben zu müssen glaubte. Ebensowenig vermochte Valenciennes (42) in seinen Untersuchungen über den Bau des *Nautilus*, worin er auch auf die Anatomie der Augen eingeht, irgend etwas von einer Inhaltsmasse zu konstatieren: »L'oeil a été vidé et je n'ai pu observer aucune des humeurs qu'il contient,« (42, S. 289). Also auch dieser Beobachter nahm an, daß irgendein Humor das Auge erfülle.

---

[1] Siehe E. ZUGMAYER, Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus *Cardium*. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. S. 506.

Die erste ausführliche Beschreibung des *Nautilus*-Auges verdanken wir den vortrefflichen Untersuchungen Hensens, der auch den feineren Bau der Retina zuerst studierte. Seit dieser grundlegenden Arbeit hat sich nur noch ein Forscher mit diesem Gegenstand beschäftigt. In seinen »Beiträgen zur Kenntnis der Morphologie des *Nautilus pompilius*« gab Haller (95) auch eine Schilderung des Auges, die auf besserem Material basierend, Hensens Befunde zu berichtigen und erweitern vermochte. Etwas eingehender wurde der Bau der Retina untersucht, worauf ich weiter unten zu sprechen kommen werde.

Da mir, wie schon gesagt, nur weniges und mangelhaftes Material zur Verfügung stand, mußte ich natürlich von einem Studium der makroskopischen Verhältnisse absehen und mich auf den Bau der Retina und ihrer Übergangsstelle in die vordere Augenwand beschränken. Da ich jedoch im Laufe meiner Beschreibung Vergleiche und Differenzen zwischen den Augen des *Nautilus* und andrer Tierformen berücksichtigen möchte, wobei natürlich auch makroskopische Verhältnisse in Betracht gezogen werden müssen, so gebe ich zunächst eine kurze Darstellung dieser Verhältnisse bei *Nautilus*, im wesentlichen nach den Untersuchungen von Hensen und Haller. Diese Beschreibung mag auch zur Vervollständigung meiner Untersuchungen dienen und damit die Möglichkeit bieten, über die physiologische Leistung und die phylogenetische Stellung des *Nautilus*-Auges eine Vorstellung zu gewinnen.

Die Augen des *Nautilus* sitzen an den Seiten des Kopfes, dicht unter dem hinteren Drittel des vorspringenden Randsaumes der Kopfkappe. Vor und hinter jedem Auge entspringt je ein kleiner sog. Augententakel, welchem nach Willey[1] Riechfunktion zukommen soll; außerdem hat ventral von dem Auge ein Geruchsorgan seinen Sitz, das aus einer Grube und einem zugehörigen Tentakel besteht. Das Auge hat etwa die Form einer Halbkugel, deren ebene Durchschnittsfläche seitlich nach außen gerichtet ist, während ihre konvexe Oberfläche durch den kurzen Augenstiel mit dem Kopf in Verbindung steht. In diesem Stiel verläuft der Nervus opticus. Die äußere ebene Augenwand ist der Medianebene des Kopfes nicht genau parallel, sondern konvergiert ventralwärts etwas gegen die Mittelebene. Diese Augenwand hat ungefähr die Form eines Dreiecks mit stark abgestumpften Ecken; die eine Seite des Dreiecks ist nach oben oder dorsal gerichtet, die beiden andern laufen nach unten ventralwärts zusammen. Die Höhe der dreieckigen Wand beträgt nach Hensen bei dem ausgewachsenen *Nautilus* 18,5 mm, ihr größter Breitendurchmesser 24 mm; diese Maße stimmen mit denjenigen des größeren Augenpaares, das mir zur Verfügung stand, ziemlich genau überein, so daß man das Verhältnis von 3 : 4 zwischen der Höhe und der Breite der äußeren Augenwand als Norm ansehen kann. Die ventral zusammenlaufenden Dreiecksseiten erheben sich zu einer dünnen Falte; an der ventralen Dreiecksspitze gehen die Randfalten ineinander über; an den dorsalen Enden der beiden Dreiecksseiten beginnen diese Falten ganz niedrig und nehmen ventralwärts an Höhe stetig zu. Diese Randfalte oder der »Kragen«, wie ihn Keferstein nennt, ist nur bei Ansicht des Auges von der Seite und von hinten deutlich zu sehen, während sie bei der Ansicht von vorn an der äußeren Augenwand als schwache, am Augenrand entlang laufende Furche zu bemerken ist.

Die äußere Augenwand ist in ihrer Mittellinie von einer runden Öffnung durchbrochen, die etwas über dem Zentrum der dreieckigen Augenfläche liegt und nach Hensen einen Durchmesser von 2,5 mm besitzt. Nach Valenciennes soll diese Pupille nur 1 mm im Durchmesser betragen und etwas dem dorsalen Augenrand genähert sein, wie das auch aus Hensens Abbildung hervorgeht; die Pupillenmessung von Valenciennes muß an geschrumpftem oder jugendlichem Material vorgenommen worden sein, wie ich aus einem Vergleich meiner Messung an dem größeren Augenpaar schließe, die ziemlich gut mit der Hensens übereinstimmt. Von der Pupille, wie Hensen diese Öffnung nennt, ventralwärts bis zu der Dreiecksspitze, wo sich ein kleiner Einschnitt in der Randfalte findet, verläuft eine mit starkem Flimmerepithel ausgekleidete Rinne. Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung vermutet Hensen darin, »daß durch sie ein kontinuierlicher Wasserstrom getrieben wird, der dazu dienen dürfte, die Pupille rein zu spülen und gegen eindringende Körper zu schützen«.

Die Pupille führt direkt in die Augenhöhle, die im Leben mit Meerwasser erfüllt ist, da keiner der bisherigen Untersucher irgend etwas von einer Inhaltsmasse, die etwa als dioptrischer Apparat dienen könnte, auffand. Der ganze Augenhöhlengrund erscheint hellgrau im Gegensatz zu der Innenfläche der äußeren Wand, die bis zum Pupillenrand ganz schwarz ist. Der graue Augenhöhlengrund wird von der Retina gebildet und hat seine Farbe daher, daß die ziemlich hohe distale Region der Retina, die kein Pigment enthält, einer stark schwarz pigmentierten proximalen Region aufliegt; diese letztere, durch die distale Region betrachtet, erscheint daher grau. Die unregelmäßige Felderung, die an der Retina wahrzunehmen ist und die ich ebenso wie frühere Forscher beobachtete, ist ein Produkt der Konservierung, ebenso sind die zahlreichen Falten der Retina auf Schrumpfungen zurückzuführen. Die Retina findet eine scharfe Grenze an der Umbiegungsstelle des Augengrundes in die äußere Augenwand, die, wie schon oben erwähnt, ganz schwarz erscheint, weil das sie innen auskleidende Epithel stark pigmentiert ist und von keiner weiteren Schicht überzogen wird. Dieses Pigmentepithel setzt sich an der Pupille in das äußere Flimmerepithel des Auges fort, welches auch eine schwache Pigmentierung zeigt und ziemlich viel einzellige Drüsen enthält.

---

[1] A. Willey, The pre-ocular and post-ocular tentacles and osphradia of *Nautilus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XL. 1897.

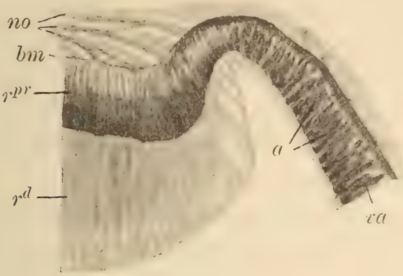
Über die Beziehungen der verschiedenen Epithelien zueinander, sowie über den Eintritt des Nervus opticus in das Auge, gibt ein Sagittalschnitt des Auges die beste Einsicht. Derartige Sagittalschnitte haben HENSEN (bei KEFERSTEIN, 62—65, Taf. CXV, Fig. 1) und HALLER (95, Taf. XII, Fig. 21) abgebildet. Auf einem solchen Sagittalschnitt erscheint das *Nautilus*-Auge wie ein halbkugeliger Auswuchs des Körpers, der durch eine tiefe Einstülpung seiner äußeren Wand einen großen blasenartigen Hohlraum erhalten hat, welcher noch mit der Außenwelt in Verbindung steht, und dessen innere Wand sich zur Retina entwickelt hat. Eine ähnliche Darstellung gibt HENSEN, wenn er sagt: »Das Auge ist in Beziehung auf seine Häute möglichst einfach gebaut, es stellt nämlich nur eine in einen Hautwulst eingelagerte, mit Retina versehene Höhlung dar« (65, S. 205). Die Wand des Auges ist verschieden dick; ihre dorsale Region ist weniger dick, wie die ventrale; letztere verbreitert sich an ihrem Ende auch ventralwärts in die Randfalte. Die äußere Augenwand ist bedeutend dünner als die seitliche und verjüngt sich zusehends nach der Pupille zu. Die Augenhöhle selbst erscheint nach HALLER im Sagittalschnitt oval mit einem stumpfen oberen und einem etwas spitzeren unteren Pol (S. 190).

HENSEN zeichnet auf seinem Durchschnittsschema durch das *Nautilus*-Auge eine wesentlich andre Form der Augenhöhle, indem nach ihm die Retina an der Umbiegungsstelle des Augengrundes in die distale Augenwand ziemlich scharf aufhört und mit der Innenfläche der äußeren Augenwand beinahe einen rechten Winkel bildet. Obgleich HALLER auf seinem Sagittalschnitt diesen plötzlichen Übergang der Retina in die vordere Augenwand nicht genauer darstellt, so scheinen mir die Angaben HENSENS, trotz des besseren Materials, welches HALLER zur Verfügung stand, der Wirklichkeit näher zu kommen. Auch ich konnte bei der Untersuchung der Übergangszone, namentlich am dorsalen Rand, immer einen stumpfen Winkel nachweisen.

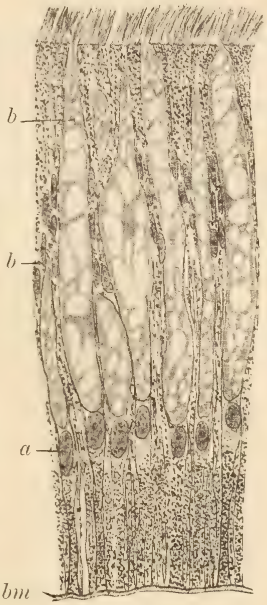
Der dicke Augenstiel wird von einer großen Anzahl Nervenfaserbündel, die von Bindegewebe umgeben sind, durchzogen. Diese Bündel entspringen von einer Anschwellung des Nervus opticus dicht nach seinem Austritt aus dem Cerebralganglion, die KEFERSTEIN als Ganglion opticum bezeichnet. Schon OWEN spricht von einem Ganglion opticum, während HENSEN nirgends im Verlauf des Opticus Ganglienzellen nachzuweisen vermochte und die Existenz eines Sehganglions leugnet; ja er bemerkt sogar: gerade »dieser Mangel eines Ganglion, bei Mangel brechender Medien, scheint mir sehr bemerkenswert« (65, S. 206). Es ist mir nicht bekannt, ob über diese Anschwellung des Opticus am Cerebralganglion irgendwelche histologische Untersuchungen angestellt worden sind, die doch erst dazu berufen wären, diese Frage zu entscheiden. Ich will noch anführen, daß H. v. IHERING in seiner vergleichenden Anatomie des Nervensystems der Mollusken dieses Ganglion folgendermaßen beschreibt: »An der Grenze zwischen dem Supraoesophagealstrang und dem vorderen Suboesophagealstrang entspringt . . . . . halb vom einen, halb vom andern der dicke Sehnerv, der sofort in ein Ganglion anschwillt, dessen Größe aber hinter derjenigen desselben Ganglion der Dibranchiaten zurücksteht« (77, S. 262). Sollte sich die Anschwellung tatsächlich als ein Ganglion herausstellen, so hätten wir eigentlich nicht mehr die Berechtigung von einem eigentlichen Nervus opticus beim *Nautilus* zu reden, da ja die besprochene Anschwellung dem Cerebralganglion direkt aufsitzt. — Distalwärts spalten sich die Nervenfaserbündel in immer zahlreichere Stränge, die bei ihrem Eintritt in den Bulbus sich kelchförmig ausbreiten und in feinen Bündeln, die von besonderen Bindegewebshüllen umgeben sind, an die Retina herantreten. In dem Augenstiel beschreibt HENSEN einen Kanal, der mit Flimmerepithel bekleidet ist. Einige Nervenfasern verlaufen auch zu Muskelfasern in der Augenwand, andre verteilen sich unter der Epidermis. Die Muskelfaserzüge beschränken sich im wesentlichen auf wenige Bündel, die meridional und äquatorial (d. h. das Auge für sich isoliert betrachtet) unter der Epidermis der retinalen Augenwand hinziehen; wogegen sich in der äußeren oder pupillaren Augenwand nur einige Fasern finden, die an die Augenrinne treten, und welche HENSEN als Dilatatoren dieser Rinne betrachtet. Von einem Sphincter der Pupille fehlt jede Spur, ebenso auch Accommodationsmuskeln. Weitere Besonderheiten, die wir von den Dibranchiaten kennen, wie Argentea und Knorpelkapsel, fehlen dem *Nautilus*-Auge. Die ganze Masse der ziemlich dicken Augenwand zwischen Retina und äußerem Epithel wird von Bindegewebe gebildet. Außerdem finden sich noch Gefäße, die aber hier auffallenderweise niemals in die Retina eintreten, wie bei den dibranchiaten Cephalopoden. Dieser Unterschied soll später seine Erklärung finden.

Wir beginnen mit der Betrachtung der inneren epithelialen Auskleidung der Augenhöhle an der Pupille; an dieser Stelle wird das von außen eintretende Epithel bedeutend niedriger. Ob die Zellen hier bewimpert sind, vermochte ich nicht festzustellen. Dagegen beginnt hier die Pigmentierung, die anfangs nur als dunkler Streifen in dem distalen Teil des Epithels wahrgenommen wird, bald aber auch als basale Verdunklung; beide Streifen sind durch eine mittlere helle Zone voneinander getrennt. Je mehr wir uns dem peripheren Rande der pupillaren Augenwand nähern, um so höher wird das Epithel und erreicht seine größte Höhe kurz vor der Umbiegungsstelle in die angrenzende Retina; die Höhe des Epithels beträgt hier 80 μ. An der Umbiegungsstelle selbst erniedrigt sich das Epithel bis 50 μ, um dann plötzlich zu dem Retinaepithel anzuwachsen, dessen proximale (oder basale) Region die direkte Fortsetzung des einfachen Epithels der pupillaren Augenwand darstellt (vgl. Textfig. 1).

Das innere Epithel der pupillaren Augenwand besteht in seinem pupillaren Teil aus hohen schmalen Flimmerzellen; in seinem peripheren sind zwischen diese zahlreiche einzellige Drüsen eingeschaltet, die schaumig vacuoläres Sekret enthalten (vgl. Textfig. 2). Die eiförmigen Kerne der breiteren Drüsenzellen liegen ungefähr in gleicher Höhe, unmittelbar unterhalb der Sekretmasse, während die höher gelegenen spindelförmigen Kerne der schmalen Flimmerzellen in zwei bis drei Schichten in dem inneren, distalen Teil des Epithels übereinander gelagert sind. Das Sekret der Drüsenzellen färbt sich mit Toluidinblau violettrot und hebt sich daher gut ab von dem blaugefärbten Plasma der Zellen. Bei Anwendung dieser Färbung erkennt man, daß die in der peripheren Region gelegenen Drüsenzellen die größte Menge von Sekret enthalten, welches durch eine enge Öffnung der Zellen in die Augenhöhle entleert wird. Die Drüsenzellen sind nur in ihrem basalen Teil pigmentiert, während die Flimmerzellen auch distal von Pigment erfüllt sind. Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin erkennt man, daß den sehr feinen fadenförmigen, nur am distalen Ende etwas verbreiterten Flimmerzellen ein Wimperbüschel aufsitzt; diese sind an der Umbiegungsstelle in die Retina am längsten (siehe Textfig. 1). An der Basis eines sich flammenartig erhebenden Wimperbüschels liegen dunkle Pünktchen, die sich in das Zellplasma als feinste Fäserchen fortsetzen. Aus diesen Beobachtungen kann man mit ziemlicher Sicherheit für die Flimmerzellen den gleichen Bau annehmen, wie ihn zuerst Engelmann und später Andre näher beschrieben haben. Alle



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Fig. 1. Übergangsstelle der Retina in die vordere Augenwand. r^{pr}, proximale Region der Retina; r^d, distale Region der Retina; *no*, Nervenfaserbündel; *va*, vordere Augenwand; *a*, Drüsenzellen. Vergrößerung etwa 90fach. — Fig. 2. Partie aus der peripheren Region der pupillaren inneren Augenwand. *a*, Drüsenzellen: *b*, Epithelzellen; *bm*, Basalmembran. Vergrößerung etwa 700fach.

Epithelzellen der pupillaren Augenwand sitzen einer ziemlich dicken, stark lichtbrechenden homogenen Membran auf, die wir als Basalmembran (*bm*) bezeichnen wollen; sie ist die direkte Fortsetzung derjenigen Membran, welcher das äußere Augenepithel aufsitzt und geht ferner ohne Unterbrechung in die Basalmembran der Retina über.

An der Übergangsstelle des geschilderten Epithels in die Retina (siehe Textfig. 1) steigt das Epithel rasch auf 116 μ Höhe (r^{pr}) und gleichzeitig gesellt sich zu ihm eine hohe distale Lage (r^{d}), die gleichsam die Fortsetzung der Reihe der Wimperbüschel bildet, aber im Gegensatz dazu eine zusammenhängende Schicht ist. Die zahlreichen vacuolenartigen Räume, die sich in dieser distalen Region der Retina finden, sind alle als Kunstprodukte anzusehen. Die gesamte Retina dieser Gegend besitzt eine Höhe von etwa 360 μ, wovon 244 μ auf die distale Region entfallen; diese unterscheidet sich leicht von der proximalen, indem sie pigmentfrei ist und zwei- bis dreimal so hoch als letztere. Gegen die Augenhöhle ist sie abgegrenzt durch eine homogen erscheinende Schicht. Die basale pigmentierte Region der Retina setzt sich scharf von der distalen ab, indem das Pigment überall in gleicher Höhe aufhört. Das Pigment ist in der distalen Hälfte der basalen Region stark angehäuft, nimmt dagegen basalwärts allmählich ab. Wir finden also in der Retina nur eine starke Pigmentzone im Gegensatz zu den beiden Zonen in dem inneren Epithel der pupillaren Augenwand.

Verfolgt man die Retina nach dem Zentrum des Augengrundes zu, so bemerkt man, daß die distale Region allmählich immer höher wird, die proximale dagegen bis auf geringe Schwankungen gleich hoch bleibt, wobei sie durch eine ziemlich zackig verlaufende Grenze der Pigmentzone von der distalen Partie getrennt ist (vgl. HALLER XII, Fig. 22). Der Vertikalschnitt durch die Retina der hinteren Augenregion war durchschnittlich bei dem größeren Augenpaar etwa 426 μ dick, wobei das Verhältnis von proximaler zu distaler Partie 114 μ zu 312 μ betrug; bei dem kleineren Augenpaar war die Gesamthöhe etwa 402 μ mit einem Verhältnis von 122 μ zu 280 μ. Das Dickenverhältnis zwischen den beiden Retinaregionen ist also etwa 1 : 3. Die kleinen Differenzen in den Dicken bei den beiderlei Augen beruhen auf deren verschiedener Größe und Alter, die vermutlich ebenso, wie ich weiter unten bei Dibranchiaten zeigen werde, in einem bestimmten Verhältnis zur Retina stehen. Die von mir gefundene maximale Höhe der Retina ist etwa 70 μ niedriger als die von HENSEN angegebene, eine Abweichung, die sich zum kleineren Teil durch die tatsächlich zunehmende Höhe der Retina verschiedenen Alters oder auch durch Differenzen bei verschiedenen Individuen erklären dürfte; vielmehr beruht der Hauptunterschied darauf, daß HENSEN noch ein äußeres Blatt zur Retina hinzurechnete, welches wir, als nicht zu ihr gehörig, aufgeben müssen. HALLERS Angabe, daß die Epithelschicht der Retina an »der hinteren Fläche der Augenhöhle 1,53 mm und an ihrem Rand 1,35 mm« betrage, kann ich dagegen nicht für richtig halten.

In der Literatur heißt es gewöhnlich: Die Retina von *Nautilus* unterscheide sich im wesentlichen nicht sehr von der der Dibranchiaten, worauf sich auch die Meinung gründet, daß das *Nautilus*-Auge in Rückbildung begriffen sei. Diese Angaben stützen sich allerdings ausschließlich auf HENSENS Untersuchungen. GRENACHER betrachtet sogar das Auge, wie den ganzen *Nautilus*, als einen verkörperten Anachronismus (S. 43), indem das Auge »trotz seines embryonalen Charakters . . . eine Retina ausgebildet hat, die in den Hauptzügen an diejenige der Dibranchiaten erinnert«. HENSEN selbst äußert sich nicht bestimmt zu der Frage, wie das *Nautilus*-Auge aufzufassen sei; er sagt nur: »Die Retina hat noch deutlich den Typus der Cephalopoden-Netzhaut beibehalten. Die mächtige Stäbchenschicht, die Lagerung des Pigments, die gestreckten Zellformen zeigen dem ersten Blick die Ähnlichkeit. Immerhin finden sich beträchtliche Abweichungen« (S. 208). Ich finde letztere so bedeutend, daß ich sehr wenig Übereinstimmung zwischen den Retinae festzustellen vermochte, was, wie ich hoffe, aus meiner Darstellung hervorgehen wird.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, will ich die Resultate von HENSEN und HALLER kurz schildern. HENSEN unterscheidet zwei Lagen der Retina, eine niedrige äußere und eine hohe innere, die durch die Grenzmembran voneinander getrennt werden; diese Membran, welche der schon oben beschriebenen Basalmembran entspricht, wird nur von Nervenfaserbündeln durchbrochen. Die äußere oder basale Lage der Retina besteht aus schmalen eintretenden Nervenfaserbündeln und großkernigen Zellen mit Ausläufern, die nicht zu isolieren waren und ist proximal nicht scharf abgegrenzt; die innere Lage besteht aus einer basalen Schicht von Zylinderzellen und einer distalen Stäbchenregion. Die Zylinderzellen haben einen ovalen Kern und sind an ihrem inneren distalen Ende pigmentiert; ihre Form ist sehr verschieden, und zeigt alle Übergänge von zylindrischer bis zu fadenartiger Gestalt; diese Zellen werden sämtlich als physiologisch gleichwertig aufgefaßt. Die distale Zone der inneren Lage besteht aus Stäbchen von gallertiger Konsistenz, deren Grenzen schwer festzustellen sind und die von Fäden durchzogen werden. Die Stäbchen enden distal in einer verdichteten, eventuell als Zersetzungsprodukt aufzufassenden Substanz, die nach dem Augenlumen zu von einer homogenen Limitans abgegrenzt wird.

Ich bemerke noch, daß Hensen annimmt, daß zu jeder Zelle der inneren Lage eine Nervenfaser trete. Genauer auf seine Darstellungen einzugehen, glaube ich unterlassen zu dürfen, zumal Hensen selbst über viele Verhältnisse nicht klar wurde und seine Ergebnisse zum Teil als problematisch ansieht.

Haller geht nicht auf die beiden Lagen ein, welche Hensen in der Retina unterscheidet; von der »unter der Hensenschen Grenzmembran« gelegenen Schicht erwähnt er nur, daß die Nervenfaserbündel vor ihrem Eintritt in die Retina unter dieser Basalmembran, wie er sie richtiger nennt, verlaufen, womit er die Hensensche Auffassung der Zweischichtigkeit der Retina aufgibt, ohne es jedoch besonders zu betonen. Über der Basalmembran beschreibt er die Retina, die in eine äußere Epithelschicht und eine innere Stäbchenschicht zerfalle. Auch er vermag in der Epithelschicht zylindrische und schmale Zellen zu unterscheiden, die im Querschnitt regelmäßig nebeneinander alternieren, und deren weitere Unterschiede darauf beruhen, daß die breiteren Zellen einen tiefer gelegenen Kern haben, als die schmalen, daß letztere sich proximal vom Kern direkt in einen »feinen varicösen Nervenfaden« fortsetzen, und daß die breiteren Zellen fast nur distal von ihrem Kern pigmentiert sind, während die schmalen distal und proximal vom Kern von perlschnurartig aneinandergereihten größeren Pigmentkugeln erfüllt sind. Die breiteren Zellen »legen sich mit breiter Basis an die Zellmembran (d. h. die Basalmembran) an und werden, soweit ich erkennen konnte, immer oberhalb des Zellkerns innerviert« (94, S. 190).

In der Stäbchenschicht beschreibt Haller Stäbchen, an welchen er einen »axialen dunkleren Teil von einem diesen umhüllenden corticalen Teil« an Längs- und Querschnitten unterscheiden konnte. Differenzen in der Breite der Stäbchen konnte er nicht konstatieren. Mithin kommt er zu dem Schluß, daß »die schmäleren Zellen breitere, und die breiteren dünnere Stäbchen tragen, als ihrem Zellleibe entsprechen würde« (S. 94, 191). Als innere Begrenzung der Retina beschreibt Haller auch eine »detritusartige Auflagerung auf der Stäbchenschicht«, dagegen vermochte er in keinem Fall die von Hensen beschriebene innere homogene Membran aufzufinden. Aus dieser kurzen Wiedergabe geht hervor, daß Haller also zweierlei Zellformen in der Retina annimmt, welche er beide für Sehzellen ansieht, und den Beweis dafür in dem Nervenfaserzutritt und den Stäbchen findet. Der Fortschritt gegenüber Hensen besteht darin, daß hier zum erstenmal zwei konstante Zellformen unterschieden werden, und dann, daß die Retina als einschichtig aufgefaßt wird.

Wie schon oben erwähnt, nimmt die Retina von ihrer Randzone bis zum hinteren Fundusteil des Auges allmählich an Höhe zu und wir wollen nun den feineren Bau eines solches Stücks aus der hinteren Partie der Retina untersuchen. Die zwei Zonen oder Regionen der Retina sind, wie bemerkt, sehr scharf voneinander abgegrenzt, indem das Pigment der basalen in sämtlichen Elementen auf gleicher Höhe aufzuhören scheint (Fig. 1). Basalwärts wird diese basale Lage scharf abgegrenzt durch die Basalmembran (*Bm*), die auf ihrer der Retina zugekehrten Seite als ziemlich scharf konturierte Linie erscheint, während sie in das darunter angrenzende Bindegewebe ganz allmählich übergeht. Somit haben wir zu unterscheiden zwischen der basalen oder proximalen Region der Retina und der distalen. Man wird sich vielleicht wundern, daß ich so indifferente Bezeichnungen wähle, während es doch näher läge, mindestens den distalen Teil als Stäbchenregion zu bezeichnen. Meine Bezeichnungsweise wird jedoch dadurch gerechtfertigt werden, daß ich eigentlich keine Bildung, die unbedingt als »Stäbchen« aufzufassen wäre, nachweisen konnte.

In dem basalen Teil der proximalen Retinaregion sind zweierlei Zellen zu unterscheiden, die sich bis in die Pigmentzone verfolgen lassen. Die einen sind in ihrem ganzen Verlauf schmale zylindrische Gebilde (Fig. 1, 24 sz^{pr}), während die andern nur aus einer ziemlich stark färbbaren Faser (lf) zu bestehen scheinen. Bei genauer Untersuchung bemerkt man in dem unteren Drittel der breiteren Zellen in verschiedener Höhe den Kern von eiförmiger Gestalt (Fig. 1—4, 6—8, 24 n^s). Derselbe ist etwas dicker als der zur Zelle gehörige plasmatische Teil, weshalb die Zelle an dieser Stelle etwas verbreitert ist. Diese Kerne tingieren sich an dem untersuchten Material sehr schwer; mit den sog. typischen Kernfarbstoffen fast nicht. In jedem Kern finden sich zwei, auch drei meist kugelige Gebilde, die wohl als Nucleoli aufzufassen sind; sie liegen in einem das übrige Kernlumen erfüllenden netzigen Gerüstwerk. Besonders in den Retinae des größeren Augenpaares, die in ihrem basalen Teil besser konserviert schienen, findet sich fast ausnahmslos an Stelle des einen Nucleolus ein Gebilde von regelmäßig rhombischem Umriß (Fig. 7), das daher jedenfalls als ein Kristall aufzufassen ist. Es hat ungefähr dieselbe Größe, wie sonst der Nucleolus und färbt sich auch mit Toluidinblau oder Eisenhämatoxylin genau wie ein solcher. Doppelbrechung konnte ich zwischen gekreuzten Nicols nicht beobachten. Ich glaube diese Bildung, obwohl ich sie nicht immer festzustellen vermochte, als konstant annehmen zu dürfen, und dann ist sie wegen der Seltenheit solcher Kristalle in den Kernen tierischer Zellen sicher bemerkenswert[1].

---

[1] Derartige Kristalle in Kernen tierischer Zellen sind bei Insekten in den Kernen der Epithelzellen des Mitteldarmes und bei Echiniden in den Kernen der Amöbocyten (List) beschrieben worden. Siehe: J. Frenzel. Berl. entom. Zeitschr. Bd. XXVI. 1882. P. Mingazzini, Mitt. der Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1889. C. Rengel, Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897. Th. List, Anat. Anz. Bd. XIV. 1897. Auch bei Wirbeltieren sind Kristalle in den Kernen einiger Ganglienzellen beschrieben worden, so bei *Erinaceus* und bei *Cryptobranchus japonicus*.

Die Kerne der faserigen Zellen (Fig. 1, 5, 24 n^l) sind schwieriger aufzufinden; denn abgesehen von ihrer schmalen spindelartigen Gestalt liegen sie etwa an der Grenze des oberen und mittleren Drittels der basalen Retinaregion, daher noch in der Pigmentzone. Diese Kerne liegen etwa alle in gleicher Höhe, enthalten einen kleinen Nucleolus und sind nur 1—1,5 μ breit und etwas länger als die ovalen Kerne der breiteren Zellen. Es scheint, daß die beiden geschilderten Zellenformen den von HALLER unterschiedenen entsprechen.

Wir betrachten nun die basalen Partien dieser Zellen. Es kommt hierbei vor allem darauf an festzustellen, welche derselben mit Nervenfasern in Verbindung stehen, und ob wir in beiden Formen Sehzellen anzunehmen haben, wie es seinerzeit HILGER für die Retina des Gastropodenauges beschrieben hat und HALLER für die *Nautilus*-Retina annimmt, oder ob die eine Form als Zwischenzellen oder Limitanszellen anzusprechen sind, wie sie GRENACHER bei Dibranchiaten beschrieben hat.

Die schon mehrfach erwähnte Basalmembran (*bm*) erscheint im Vertikalschnitt ganz verschieden, zum Teil hat sie das Aussehen einer aus mehreren dünnen Lamellen bestehenden Schicht, die immer nach kurzem Verlauf wieder miteinander verschmelzen (Taf. XVII, Fig. 2 und 4), zum Teil verläuft sie als etwas dickere homogene Schicht unter der Retina (Taf. XVII, Fig. 24), und hängt durch feine Fortsätze mit dem darunter liegenden Bindegewebe zusammen. Dicht unter der Basalmembran oder auch in geringer Entfernung von ihr liegen in unregelmäßiger Verteilung Kerne (*bz* od. n^b) von wenig Plasma umgeben, die sich von den Kernen der Sehzellen, mit welchen sie in gewissen Fällen verwechselt werden könnten, durch den Besitz nur eines Nucleolus unterscheiden. Diese Bindegewebszellen senden nach allen Seiten zahlreiche fadenartige und blattartige Fortsätze, welche in die Basalmembran übergehen, oder sich doch sehr innig mit ihr verbinden und sie jedenfalls erzeugen. Auf den Schnitten (Fig. 1—3 und 6) sind diese Zellen abgebildet und auch auf dem Flächenschnitt durch die tiefste Retinaregion (Fig. 9), der teils über, teils unterhalb der Basalmembran verläuft, sind sie (n^b) zu erkennen. Sie treten auch an den Unterbrechungsstellen der Membran, durch welche die Nervenfasern ziehen, in die Retina ein und von ihnen entspringen zuweilen faserige Ausläufer distad (Taf. XVII, Fig. 1, 2 *bz*), die jedoch, wie ich glaube, nicht eigentlich als Fortsätze der Bindegewebszellen betrachtet werden dürfen, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

Die unbedingte Zugehörigkeit der Fasern (*lf*) zu den schmalen spindelförmigen Kernen (n^l) konnte ich, noch deutlicher als an entpigmentierten Längsschnitten, an zerklopften Schnittpräparaten nachweisen. An den beiden Stellen, wo die Faser den Kern erreicht oder vielmehr von ihm ausgeht, spaltet sie sich meistens in zwei bis drei feinere Fasern, die den Kern korbartig umfassen und am Ende desselben wieder zu einer einzigen Faser verschmelzen (Fig. 5). Die Zerspaltung und das Umgreifen der Fasern demonstriert klar das in Fig. 5 rechts abgebildete Zellenbruchstück (*d*), wo durch Druck der Kern etwas aus seiner ursprünglichen Lage verschoben worden ist. Die Faser einer andern Zelle (*c*) hat sich in zwei Fasern um den Kern herum geteilt. Zugleich erkennen wir aber auch an dieser entpigmentierten Zelle, daß sie nicht allein aus Kern und Faser besteht, sondern daß diese in einer zarten protoplasmatischen Umhüllung liegen, die nur bei sehr intensiver Färbung nachzuweisen ist. Vergleichen wir damit auf Fig. 5 die beiden links abgebildeten Bruchstücke solcher Zellen (*a* und *b*), deren Pigment nicht entfernt ist, so erkennen wir, daß das Pigment in diesem zarten Plasmaleib der Zellen eingeschlossen ist. Proximal verlaufen die Fasern bis auf einige geschlängelte Windungen ziemlich gerade; das zu den gleichen Zellen gehörige Pigment wird spärlicher und schon in der Höhe der ovalen Kerne werden die Fasern meist nur noch von einer Pigmentkörnchenreihe, die auch zeitweise unterbrochen ist, begleitet (Fig. 2 bis 4, 6). Der seitliche Abstand der Fasern voneinander ist ganz verschieden, und auch der Zwischenraum zweier nebeneinander verlaufender Fasern wechselt meist bei dem gebogenen Verlauf derselben; häufig fällt jedoch auf, daß zwei Fasern eine ganze Strecke weit genau in gleichem Abstand voneinander, der oft nur sehr gering ist, hinziehen. Solche Bilder kann ich mir nur so erklären, daß die die beiden Fasern umgebende plasmatische Substanz in engeren Connex getreten ist. Ja, ich vermute sogar, daß dieser parallele Verlauf der Fasern dem natürlichen Zustand mehr entspricht, und werde darin durch etwas regelmäßigere Anordnung der Fasern in den Retinae des größeren Augenpaares bestärkt (Fig. 6). Dafür scheinen auch die Querschnitte durch diese Region der Retina zu sprechen (Fig. 10), wo zwischen den Querschnitten der zylindrischen Zellen (sz^{pr}) eine ziemlich zusammenhängende protoplasmatische Substanz, in welche die Fasern (*lf*) eingebettet erscheinen, zu erkennen ist.

Kurz bevor die Fasern die Basalmembran erreichen, spalten sie sich in der Regel in zwei bis drei, oder eine ganze Anzahl feinerer

Fäserchen, die, auseinandertretend, einen kleinen Kegel bilden, der sich an der Basalmembran anheftet. Auf dem Querschnitt erkennt man diese proximalen Zerspaltungen der Fasern als Gruppen zusammenliegender Pünktchen. In keinem Fall vermochte ich eine Faser durch die Membran hindurch zu verfolgen; auf Fig. 3 möchte man vielleicht eine proximade Fortsetzung der Fasern unter die Basalmembran vermuten. Hier sitzen vier herablaufende Fasern einer horizontalen auf, die sich nach links unten fortzusetzen scheint; letztere ist aber die Basalmembran selbst, die auf dem Schnitt nur noch ganz fein getroffen ist, weil neben ihr Nervenfasern durch die Membran hindurchtreten. Wie schon oben bemerkt, sind einige Bindegewebszellen mit distalen faserigen Fortsätzen durch die Basalmembran mit den Nervenfasern durchgetreten (Fig. 1 und 2); da letztere Fortsätze vollständig den Fasern, die zu den spindelförmigen Kernen gehören, entsprechen, so vermute ich, daß sie eigentlich zu den schmalen Zellen gehören und nur der Bindegewebszelle aufsitzen; denn letztere ist die Basalmembranbildnerin, und die Basalmembran selbst fehlt an der Durchtrittsstelle der Nervenfasern.

Die Untersuchung hat also gezeigt, daß die zu den spindelförmigen Kernen gehörenden feinfädigen Zellen an der Basalmembran ihr Ende finden; die weitere Darstellung wird dartun, daß ihre distalen Fortsätze in die die Retina distal begrenzende Membran übergehen. Daher wollen wir, nach Analogie mit der Retina der Dibranchiaten, diese Zellen als Limitanszellen, und die in ihnen enthaltene Faser als Limitansfasern (*lf*) bezeichnen, da wir ihnen nur stützende und isolierende Funktionen zusprechen können, während wir als eigentliche photoreceptorische Zellen nur die breiteren Zellen zu betrachten haben, die wir daher Sehzellen (*sz*) nennen.

In den wenigsten Fällen ist in den Arbeiten über die Retina der Wirbellosen der Übergang der Nervenfaser in die Sehzelle überzeugend nachgewiesen worden; vielmehr werden meist in dem proximalen Teil der Retina Fasern dargestellt, aber sehr selten ihr direkter Übergang in die Zelle bewiesen. Die Schwierigkeit besteht in der Feinheit der Elemente und dem Unvermögen, die verschiedenen faserartigen Gebilde voneinander genügend zu unterscheiden. Auch in dem vorliegenden Fall hat die Untersuchung dieser Verhältnisse die größten Schwierigkeiten bereitet, da es mir nicht gelungen ist, spezifische Färbungen für die Darstellung der Nervenfasern aufzufinden. Am geeignetsten erwies sich die Färbung mit Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin (siehe Technisches). Hierbei tingierten sich zwar die Nervenfasern nicht intensiver wie die übrigen Elemente, aber immerhin ergab diese Farbenkombination etwas prägnantere Bilder. Die Nervenfasern sind als ganz schmale röhrchenartige Fäden zu erkennen, deren Inhalt schwächer lichtbrechend zu sein scheint, und ein ganz homogenes Aussehen hat (Fig. 9). Von einer Fibrille war in der Nervenfaser in keinem Fall, auch bei alleiniger Färbung mit Eisenhämatoxylin, etwas zu erkennen. Soviel ich sehe, scheint diese Beobachtung mit den früheren Beschreibungen der Nervenfasern bei Cephalopoden im Einklang zu stehen, abgesehen von HENSENS Darstellung, der sie bei *Nautilus* als körnelig angibt; wahrscheinlich wird es sich jedoch bei ihm um Kunstprodukte gehandelt haben, denn soweit meine Erfahrungen reichen, bestehen zwischen den Nervenfasern der Dibranchiaten und Tetrabranchiaten keine wesentlichen Unterschiede.

Kleine Bündel von Nervenfasern (*nv*) treten durch die Basalmembran (Fig. 3) und zerteilen sich in der Retina angelangt sofort (Fig. 9), um schließlich als einzelne Nervenfasern an die Sehzellen heranzutreten. Diesen Faserverlauf oberhalb der Basalmembran kann man in den meisten Fällen erkennen, so daß als proximalste Partie der Retina eine, wenn auch nicht ganz gleichmäßige Nervenfaserschicht zu unterscheiden ist (*nv* Fig. 2, 24). In seltenen Fällen gelang es mir festzustellen, auf welche Weise die Nervenfasern mit den Sehzellen zusammenhängen. Dabei ergab sich (Fig. 8), daß die Faser nicht einfach als Fortsatz der Sehzelle aufzufassen ist, vielmehr ließ sie sich als sehr blasser, doppelt konturierter Faden meist bis zum Kern der Sehzelle verfolgen; in einem Fall vermochte ich die Faser selbst noch seitlich vom Kern festzustellen (Fig. 8 links) und in einem andern sogar direkt oberhalb desselben (Fig. 8 rechts). Das basale Ende der Sehzellen ist sehr verschieden gestaltet; es spaltet sich häufig in mehrere Fortsätze und sitzt mit diesen der Basalmembran auf (Fig. 8, 24); meistens vermochte ich jedoch keinen engeren Zusammenhang mit der Basalmembran festzustellen, vielmehr bogen die Sehzellen einfach in die einmündende Nervenfaser um. Vermutlich waren in diesen Fällen die basalen Fortsätze abgerissen. Hinsichtlich der Fortsetzung der Nervenfaser in der Sehzelle will ich noch hervorheben, daß, bei einem gewissen Extraktionszustand des Eisenhämatoxylins, zwei eng nebeneinander verlaufende Limitansfasern, die oberhalb oder unterhalb der Sehzelle lagen, fast genau wie eine in der Zelle verlaufende Nervenfaser sich ausnahmen; es war deshalb die allergrößte Vorsicht geboten, und ich habe mich nur dann dazu entschlossen, eine Nervenfaser in der Zelle abzubilden, wenn jeder derartige Irrtum ausgeschlossen schien. Außerdem möchte ich noch bemerken, daß ich später bei der Untersuchung der Innervierungsverhältnisse der Dibranchiaten, deren Elemente größer sind und sich besser färben ließen, die gleichen Beobachtungen über den Eintritt der Nervenfasern in die Zellen machen konnte; damit ergab sich eine Bestätigung der Verhältnisse, wie ich sie zuerst bei *Nautilus* gefunden hatte, denen ich selbst anfangs mit Mißtrauen gegenüberstand.

Während die Fig. 1 und 24 ein wenig schematisiert dargestellt sind, indem der Übersichtlichkeit halber alle nur teilweise auf den Schnitten getroffenen Zellpartien weggelassen worden sind, und diejenigen Zellen, auf die es ankommt, zum Teil aus andern Schnitten ergänzt wurden, sind dagegen die Fig. 2, 3, 4, 6 genau so wiedergegeben, wie sie sich im mikroskopischen Bild darstellten. Diese Figuren sind dadurch vielleicht etwas weniger übersichtlich geworden, haben aber auch anderseits den Vorzug, daß man die Elemente so angeordnet findet, wie sie sich im Präparat zeigen. Vor allem fällt dabei auf, daß im großen ganzen die Sehzellen so dicht nebeneinander stehen, daß, wie schon oben erwähnt, ihre Kerne in verschiedener Höhe liegen und dem entsprechend auch, je nach ihrer etwas gepreßten oder freieren Lage, in ihrer Form etwas variieren. Eine auffallend zusammengerückte Stellung der Kerne zweier Zellen übereinander erweckte öfters den Eindruck, als ob zwei Kerne sich in einer Zelle befänden (Fig. 3); nur durch verschiedene Übergangsstadien dieser eigenartigen Pressungen vermochte ich mir diese Bilder zu erklären. Eine weitere Folge der gedrängten Stellung der Sehzellen ist, daß mehrfach eine Sehzelle mit ihrem Kernteil der Basalmembran fast auflag (Fig. 4) und man den Eindruck hatte, als ob sie wegen Platzmangel aus dem Bereich der übrigen Zellen herausgedrängt worden sei.

Im basalen Teile der Sehzellen des größeren untersuchten Augenpaares findet sich in der Regel, über oder unter dem Kern, ein eiförmiges Gebilde. Sehr verwundert war ich, daß bei dem kleineren Augenpaar diese Körper vollständig zu fehlen schienen; erst eingehende Untersuchungen ließen mich auf die Lösung des Rätsels kommen. Mein erster Gedanke bei der Untersuchung war, daß es sich hier um Kunstprodukte handle. Bald sah ich jedoch ein, daß die eiförmigen Gebilde als ein in jeder Sehzelle befindlicher Inhaltskörper zu betrachten seien, und daß in den Fällen, wo ich sie nicht festzustellen vermochte, sie doch in vivo vorhanden sein mußten. Diese ellipsoidischen Körper sind heller als das umgebende Plasma, schwächer lichtbrechend und etwas weniger lang, dagegen etwas breiter, als die Sehzellenkerne. Sie liegen durchaus nicht in gleicher Höhe, sondern werden teils oberhalb, teils unterhalb der Sehzellenkerne angetroffen. In einigen Fällen fanden sich einzelne der Körper sogar unterhalb der Basalmembran (Fig. 6 *phs*), wohin sie vielleicht aus mechanischen Gründen verdrängt worden sind. Betrachtet man die Gebilde bei starken Vergrößerungen, so bemerkt man in ihnen eine eigenartige, nicht ganz konstante Struktur, die ihnen eine ganz isolierte Stellung unter ähnlichen Gebilden, welche bisher in Sehzellen beschrieben worden sind, einräumt. Ähnliche Körper von homogenem Aussehen sind von GÖPPERT bei den Salpen-Ocellen als Phaosphären und von HESSE bei Naideen und Lumbriciden als Phaosome beschrieben worden. Um die Nomenklatur nicht mit einem neuen Ausdruck zu bereichern, habe ich mich entschlossen, die Gebilde nach HESSE als Phaosome zu bezeichnen, obwohl auch, abgesehen von der Struktur, die Färbbarkeit dieser Körper eine verschiedene zu sein scheint: denn GÖPPERT gibt für seine Phaosphären eine stärkere Färbbarkeit gegenüber dem umgebenden Plasma an, während ich bei den Phaosomen von *Nautilus* im Gegenteil eine weniger intensive Färbung als im umgebenden Protoplasma zu erzielen vermochte.

In der Grundsubstanz der Phaosome bemerkt man zwei bis drei feinste parallele Liniensysteme, die in verschiedenen Richtungen verlaufen und sich daher kreuzen. Meist finden sich nur zwei solcher Liniensysteme, die sich unter mehr oder weniger spitzem Winkel kreuzen (Fig. 6 links), ja zuweilen fast genau rechtwinklig; dann ist das Bild vielfach ein wesentlich andres (Fig. 6 rechts). Während die meisten Liniensysteme die Phaosome schräg in der Breite durchlaufen, durchzieht bisweilen bei den sich rechtwinklig kreuzenden Systemen das eine System das Phaosom der Länge nach, das andre in der Breite (Fig. 7 links); eine weitere Komplikation ist die, daß, abgesehen von zwei sich spitzwinklig in der Breite kreuzenden Systemen, noch ein drittes das Phaosom der Länge nach durchzieht (Fig. 7 Mitte). Auf sehr feinen Schnitten sind an den Kreuzungspunkten dieser Systeme knotenartige Anschwellungen zu erkennen. die man lediglich als optische Erscheinungen, hervorgerufen durch zwei sich kreuzende Liniensysteme, auffassen könnte.

Man könnte sich vorstellen, daß man es hier mit spiralartig verlaufenden Fibrillen zu tun hätte, ähnlich wie sie HESSE neuerdings in den Stäbchen und Zapfen der Wirbeltierretina beschrieb. Es wäre interessant zu wissen, wie sich diese Spiralwindungen der Fibrillen auf Querschnitten ausnehmen, um noch genauer als es bisher geschehen ist, ihren Verlauf kennen zu lernen. Für die Phaosome des *Nautilus* konnte ich erst bei genauem Studium der Querschnitte ein Bild von der Struktur gewinnen, denn hier ergaben sich im wesentlichen die gleichen Bilder, wie ich sie schon von Längsschnitten her kannte (Fig. 10). Man könnte gegen diese Querschnitte einwenden, daß es sich um Ansichten der Phaosome von oben oder unten handle, Behauptungen, die sich jedoch dadurch entkräften lassen, daß die Phaosome durchschnittlch 8 μ lang sind, während meine Querschnittsserien durchgängig 3 μ oder weniger dick waren. In vielen Fällen müssen also sicherlich richtige Querschnitte der Phaosome vorgelegen haben, und auf sämtlichen vermochte ich die kreuzstreifige Struktur festzustellen, wie sie Fig. 10 zeigt. Um eine fibrilläre Struktur kann es sich in unserm Fall also nicht handeln; wir können uns aber diese Strukturen nur schwer plastisch vorstellen und zwar etwa auf die Weise, daß die Phaosome in dem regelmäßigsten Fall aus einer Anzahl kleiner Würfel, oder bei schrägem Verlauf der Linien aus dementsprechend anders gestalteten Körpern bestehen, die mit ihren Flächen aufeinander sitzen und deren Kanten dann den Liniensystemen entsprechen, so daß die Phaosome von allen Seiten betrachtet, ihre Gitterwerkstruktur erkennen lassen würden. Viel einfacher scheint mir jedoch diese Struktur zu begreifen, wenn man sie sich durch Längsdehnung einer feinen Wabenstruktur entstanden denkt, in der Weise, wie das von BÜTSCHLI (98) für feinschaumige Strukturen näher dargelegt wurde[1].

Wie schon oben bemerkt, waren solche Phaosome bis auf einige Ausnahmen nur in den Sehzellen des größeren Augenpaares nachzuweisen, hier aber fanden sie sich in sämtlichen Sehzellen bis zum Rand der Retina. In den Sehzellen des kleineren *Nautilus* vermochte ich nur ausnahmsweise Phaosome mit sehr blasser Struktur zu beobachten; häufig dagegen fand ich kleinere, etwa kugelförmige, nicht strukturierte Gebilde, die an denselben Stellen lagen, wo sonst die Phaosome anzutreffen sind. Ich zweifle nicht, daß wir diese Gebilde als die Überreste zerfallener Phaosome anzusehen haben, die offenbar aus einer leicht zerstörbaren Substanz bestehen, wie wir es z. B. von den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen bei Wirbeltieren aus Erfahrung wissen. Erwähnen will ich auch noch, daß vielfach oberhalb und unterhalb der Kerne sowie der Phaosome Vacuolen zu beobachten waren, die ich jedoch wegen ihrer unregelmäßigen Verteilung als Kunstprodukte betrachte.

---

[1] Vgl. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898, besonders S. 191 ff.

Verfolgen wir die Sehzellen distalwärts der Phaosome (Taf. XVII, Fig. 1 und 24) im Längsschnitt, so tritt in ihnen in der Höhe der Limitanskerne Pigment auf, welches die Sehzellen in ihrem distalen Verlauf immer stärker erfüllt. Wir kommen damit in die Hauptpigmentzone der proximalen Retinaregion, in welcher Limitans- und Sehzellen reich mit Pigment erfüllt sind. An der nicht von Pigment befreiten Retina ist es daher unmöglich, in dieser Region die Elemente zu unterscheiden, indem alle in einer allgemeinen Pigmentmasse beinahe vollständig verschwinden; der einzige Anhaltspunkt, den man hier noch hat, ist der, daß sich die Limitansfasern als etwas dunklere Linien von der übrigen Masse abheben.

Das Pigment besteht aus schwarzbraunen, ziemlich feinen Körnchen, das in den fadenförmigen Limitanszellen in längsverlaufenden perlschnurförmigen Reihen angeordnet ist. In der distalen Region der Limitanszellen ziehen viele Pigmentkörnerreihen nebeneinander her, proximal nur wenige Reihen, bis schließlich ziemlich nahe der Basis nur noch eine Körnchenreihe der Limitansfaser entlang läuft. Dabei dringt das Pigment in den Limitanszellen der verschiedenen Retinae nicht ganz gleichweit gegen die Basalmembran vor, was den Gedanken nahelegt, daß es sich hier vielleicht um Pigmentwanderung, die etwa in irgendwelcher Beziehung zu den Phaosomen steht, handeln könne.

Das Pigment dringt also in den Limitanszellen weiter basalwärts vor, als in den Sehzellen, aber auch distal steigt es in den Limitanszellen etwas höher, als in den Sehzellen, was sich erst auf feinen Längs- und Querschnitten beobachten läßt (Fig. 1, 23, 24). Auf entpigmentierten Längsschnitten erkennt man, warum die Pigmentierung der Limitanszellen so plötzlich aufhört; das beruht darauf, daß an diesen Stellen eine feine Membran die Retina durchzieht, die sich an den Limitansfasern zu befestigen scheint und von ihnen etwas in die Höhe gezogen wird (siehe Fig. 23), während die Sehzellen durch die Membran etwas eingeschnürt werden. Diese Membran bezeichnet also die Grenze zwischen der pigmentierten Zone der proximalen Retinaregion und der distalen Region; wir bezeichnen sie deshalb, analog mit Verhältnissen der Heteropodenretina (bei Dibranchiaten hat sie HESSE nur in einem Falle beobachtet) als Grenzmembran.

Einen Unterschied in der Größe der Pigmentkörner der beiden Zellformen, wie ihn HALLER schildert und abbildet, vermochte ich nicht zu finden; ich kann mir nur denken, daß die Ketten größerer Pigmentkugeln, die nach HALLER die Limitanszellen in einer Reihe durchziehen sollen, durch regelmäßigere Anordnung der Pigmentkörner vorgetäuscht worden sind. Die einzigen abweichenden Pigmentbildungen, die mir auffielen, waren kugliche Zusammenballungen von Pigmentkörnchen, die sich meist in der dichtesten Pigmentzone vorfanden (Fig. 24), die jedoch wegen ihres unregelmäßigen Auftretens nicht den Eindruck natürlicher Bildungen machten. — Wenn das Pigment durch eine der oben angegebenen Bleichungsmethoden entfernt war, so ließen sich die farblosen Restkörper, welche die Form der Pigmentkörner beibehalten hatten, bei Färbung mit Toluidinblau oder polychromem Methylenblau sichtbar machen, indem sie sich stärker als das umgebende Plasma färbten.

Bei Betrachtung der Übergangszone der proximalen Region in die distale (Fig. 1, 23, 24) erkennt man, daß in den Sehzellen ein schwächer lichtbrechendes Röhrchen (*i*) verläuft, das einen etwas geschlängelten Verlauf hat und sich nicht so intensiv färben läßt, als das es umgebende, dunkler erscheinende Plasma der Zelle. Mit dem Austritt der Sehzelle in die distale Region wird sie meist etwas breiter, und das Röhrchen erhält einen etwas stärker geschlängelten Verlauf. Nur sehr selten vermochte ich letzteres über eine große Strecke zu verfolgen. Noch seltener konnte ich auf dem Längsschnitt in dem Röhrchen ein, in einer ganz steilen Spirale verlaufendes feinstes Fädchen beobachten, das sich auf Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin- und auf Ammoniummolybdat-Toluidinblau-Präparaten nachweisen ließ. Überhaupt betone ich nochmals, daß ich nur selten gute Längsschnitte zu erzielen vermochte, die dann oft genug durch mangelhaften Erhaltungszustand der Elemente sich als wenig brauchbar erwiesen. Das geschilderte feinste Fädchen darf wohl als Nervenfibrille (*nf*) bezeichnet werden.

In der oberen pigmentierten Zone der proximalen Retinaregion waren auf nicht entpigmentierten Schnitten, wie schon oben bemerkt, nur die Limitansfasern zu erkennen, und zwar nicht nur wegen ihrer intensiveren Färbbarkeit, sondern auch deshalb, weil sich die Limitansfasern kurz vor ihrem Durchtritt durch die Grenzmembran zusehends verdicken, worauf sie sich nach dem Durchtritt in die distale Region in ihrer vorherigen Dicke fortsetzen. Diese Verdickungen kann man vielleicht mit der Bildung der Grenzmembran, die wahrscheinlich als Produkt der Limitanszellen aufzufassen ist, in Zusammenhang bringen. Zuweilen bemerkte ich in diesen Limitansfaseranschwellungen ein schmales längliches Lumen, so daß die Fasern an diesen Stellen die Gestalt eines Nadelöhrs hatten (Fig. 23 rechts).

Das Pigment der Limitanszellen selbst liegt, wie oben dargestellt wurde, in einer die Faser umgebenden protoplasmatischen Hülle. Auf den Längsschnitten vermochte ich jedoch nie eine eigentliche Begrenzung dieser Zellen gegeneinander zu erkennen; es machte vielmehr den Eindruck, daß die Sehzellen in eine zusammenhängende plasmatische Zwischensubstanz eingelagert seien, in welcher die Limitansfasern enthalten sind. Ich muß daher annehmen, daß die Limitanszellen mindestens durch zahlreiche Verbindungen miteinander in netzartigem Zusammenhang stehen.

Die Sehzellen behalten während ihres Verlaufs in der distalen Retinaregion im wesentlichen das gleiche Aussehen, wie es von der Übergangsstelle der proximalen in die distale Retinaregion beschrieben wurde. Der Abstand zweier Sehzellen voneinander ist schon an sich nicht konstant, wechselt aber auch noch durch den verschieden geschlängelten Verlauf der einzelnen Sehzellen. Distad vermochte ich sie auf den Längsschnitten bis zur oberen Grenze des mittleren Drittels der distalen Retinaregion zu verfolgen, wo sie offen, d. h. ohne einen eigentlichen Abschluß, zu enden scheinen. Derartige Endigungen sind von den Sehzellen einiger Polychäten bekannt, so daß es möglich ist, daß meine Befunde dem tatsächlichen Verhalten entsprechen; endgültig kann ich natürlich diese Frage nicht entscheiden. In der Retina des kleineren *Nautilus* sind die distalen Sehzellenteile so zu sehen, wie oben dargestellt wurde, während die Längsschnitte des größeren Augenpaars die Sehzellen zum Teil als bandartige Streifen von wabigem Aussehen erkennen lassen, in welchen ein, seltener zwei Fädchen verlaufen, welche Nervenfibrillen sein dürften (Fig. 21 sz^d).

Die Limitansfasern sind in ihrem Verlauf in der distalen Retinaregion proximal als dunkelfärbbare, mehr oder weniger geschlängelte Fasern, die einfache oder doppelte Konturen haben (siehe Fig. 1, 23 *lf*), zu erkennen. Ihr weiterer distaler Verlauf, wie er sich auf dem Längsschnitt darstellt, soll erst weiter unten, nach Erläuterung der Querschnittsserie, seine Besprechung finden.

Wie in der proximalen Retinaregion die Sehzellen in eine gemeinsame Plasmamasse eingebettet sind, die zu den Limitanszellen gehört, so sind auch die distalen Teile der Sehzellen von einer gemeinsamen Substanz umgeben, die ebenfalls den Limitanszellen zuzurechnen ist. Diese Zwischensubstanz (*zs*), in welcher die Limitansfasern liegen, hatte in den Retinae der beiden Augenpaare verschiedenes Aussehen. Sie zeigt in den Retinae des größeren Augenpaares meistenteils eine lamellöse Schichtung, deren einzelne Lamellen horizontal verlaufen (Fig. 21 *zs*), d. h. senkrecht zum Verlauf der Sehzellen und Limitansfasern. Die Zwischensubstanz in der distalen Retinaregion des kleineren Augenpaares hat dagegen eine netzigwabige Struktur (Fig. 23 *zs*). Ob diese letztgenannte Struktur durch Zerfall der lamellösen, wie ich vermute, entstanden ist, muß dahingestellt bleiben.

Über den eigentlichen Verlauf, den feineren Bau und schließlich auch die Lagebeziehungen der Elemente kann man erst durch das Studium der Querschnittserien Aufschluß erhalten. Ich will nun versuchen, an der Hand einer Reihe solcher Querschnitte, deren Schnitthöhen auf Fig. 1 (mit römischen Zahlen rechts) eingetragen sind, diese Verhältnisse zu erläutern.

Auf Fig. 9 (*I*) erblicken wir ein Nervenfaserbündel, das gerade durch die Basalmembran hindurch getreten ist und sich nunmehr weiter ausbreitet, um an die Sehzellen heranzutreten, die hier nur selten mit ihrem auf die Membran sich stützenden Fuß als unregelmäßige sternförmige Gebilde (sz^{pr}) zu erkennen sind; auf die dazwischen liegenden Limitansfaserenden (*lf*) und auf die Bindegewebszellen (n^b) ist schon oben hingewiesen worden. Ein Querschnitt in der Höhe der Sehzellkerne (Fig. 10 *II*) zeigt uns die Sehzellen in recht verschiedenen Bildern; zum Teil sind ihre Kerne getroffen (n^s), zum Teil sehen wir Querschnitte durch die Phaosome (*phs*) mit ihren Gitterstrukturen, und drittens Querschnitte durch Sehzellen (sz^{pr}) ohne besondere Einschlüsse, deren Plasma einen verschwommen wabigen Bau zeigt. In den Querschnitten der Sehzellen aus dieser Region vermochte ich nie etwas von einem inneren Röhrchen mit Sicherheit aufzufinden. Die Sehzellen sind umgeben von der zu den Limitanszellen zu rechnenden plasmatischen Substanz (*zs*), in welcher die Querschnitte der Limitansfasern (*lf*) in unregelmäßiger Verteilung als schwarze Punkte zu erkennen sind. Das Pigment ist hier ebenso wie auf den beiden folgenden Querschnitten der Übersichtlichkeit halber fortgelassen. Der nächste Querschnitt (Fig. 11 *III*) ist in der

Höhe der Limitanskerne geführt, die als kleine rote rundliche Gebilde hervortreten; nur hier und da ist eine Limitansfaser getroffen, deren Kern höher oder tiefer als die Schnittebene liegt. Die Sehzellenquerschnitte (sz^{pr}) sind in dieser Höhe kleiner als auf Schnitt 10 (*I*), die Zellen haben sich also verschmälert. In ihrem Querschnitt unterscheidet man bei genauem Zusehen eine hellere Mitte von einer dunkleren Randzone; dies hellere Zentrum ist der Querschnitt des oben geschilderten axialen Röhrchens. In diesen hellen Röhrchenquerschnitten beobachtet man ein, zwei oder drei dunkle Punkte, die manchmal abwärts zu verfolgen sind, und welche ich deshalb als Nervenfibrillen (*nf*) deuten möchte.

Fig. 12 (*IV*) ist ein Querschnitt durch die oberste Partie der proximalen Retinaregion, in der nur die Limitanszellen noch Pigment enthalten. Dieser Schnitt, ebenso wie Fig. 9, 14—18, sind der Retina des jüngeren *Nautilus* entnommen, während die Fig. 10, 11, 13 und 22 von der des ausgewachsenen stammen. Infolgedessen erscheinen die Elemente hier zum Teil etwas anders, als die in den ersterwähnten Schnitten und dem nachfolgenden (Fig. 13). Auch bestehen kleine Unterschiede in den Zahlenverhältnissen der beiden Zellentypen. — Bezüglich der tatsächlichen Breitenverhältnisse im Verlauf einer Sehzelle hebe ich hier folgendes hervor. An der Basis ist die Sehzelle in der Regel ziemlich schmal, sie verbreitert sich in der Höhe des Kerns und Phaosoms, verschmälert sich dann allmählich, bis sie über den Limitanszellkernen wieder breiter wird und, abgesehen von einer ziemlich kurzen Verschmälerung bei ihrem Durchtritt durch die Grenzmembran, diese Breite in ihrem ganzen distalen Verlauf ungefähr beibehält. Wenn nun diese Verhältnisse auch für jede Sehzelle im allgemeinen gelten, so sind die Sehzellen derselben Retina doch durchaus nicht unter sich vollkommen gleich, wie das aus den Querschnitten der Fig. 14—16 hervorgeht.

Die Querschnitte der Sehzellen lassen in Fig. 12 (*IV*) in ihrer Mitte das axiale Röhrchen deutlich erkennen; im Zentrum desselben erkennt man die Fibrille und am Rande des Röhrchens kleine, schwarze Punkte und Striche, zum Teil wenige, oft eine ganze Anzahl; ihre Bedeutung wurde mir nicht klar. Ich kann sie nur mit feinsten Fädchen, die von der Fibrille nach der Röhrchenwand verlaufen, in Zusammenhang bringen; indem ich annehme, daß diese Fädchen an den Stellen, wo sie die Röhrenwand erreichen, sich etwas verbreitern, und daß bei Eisenhämatoxylinfärbung diese Stellen den Farbstoff etwas fester gehalten haben. Dieselben Radiärfädchen des

Röhrchens waren in der distalen Retinaregion noch viel deutlicher wahrzunehmen (Fig. 15*a*); hier jedoch niemals die Punkte an der Wand des Röhrchens. Die äußere Zone des Sehzellenquerschnitts auf Fig. 12 ließ keine weitere Struktur erkennen. Die Querschnitte der Limitansfasern sind hier ziemlich viel dicker und vielfach sternförmig, was von feinen Ausläufern derselben herrührt, die zuweilen von einer Faser bis zur andern reichen. Wir sind hier in der Region der verdickten Limitansfasern, die wir schon oben kennen gelernt haben, und die Ausläufer stehen möglicherweise mit der Grenzmembran in Zusammenhang; auf dem Längsschnitt vermochte ich nichts von jenen Ausläufern aufzufinden.

Der folgende Querschnitt Fig. 13 (*V*) geht durch den tiefsten Teil der distalen Retinaregion. Die Sehzellenquerschnitte sind bedeutend kleiner; man erkennt in ihnen meist eine Fibrille, seltener zwei bis vier. Die Zwischensubstanz hat sich etwas von den Sehzellen zurückgezogen und hängt nur an einigen Stellen mit ihnen durch radiäre Fädchen (eine Art Alveolarsaum) zusammen. In der Zwischensubstanz sind die Limitansfasern ziemlich regelmäßig angeordnet, indem meist fünf eine Sehzelle umgeben, welche sich jedoch zum Teil auch wieder an der Umstellung der angrenzenden Sehzelle beteiligen. Die Sehzellen selbst sind häufig in Reihen angeordnet, und gleichweit voneinander entfernt. In dieser Region findet sich überhaupt die regelmäßigste Verteilung und Anordnung der Retinaelemente, und man wäre fast versucht, daraufhin der *Nautilus*-Retina eine ähnliche regelmäßige Gruppierung der Elemente überhaupt zuzusprechen, wie sie Bütschli für die Retina der Gastropoden, als Übergangsstadium vom einfachen zum zusammengesetzten Augenbau hervorgehoben hat. Aber darüber erlaubt mir das ungenügende Material nicht ein endgültiges Urteil zu fällen.

Die Fig. 14 (*VI*), 15 (*VII*) und 16 (*VIII*), welche Querschnitte durch die untere, mittlere und obere distale Retinaregion darstellen, kann ich zusammen behandeln, da sie entsprechende Verhältnisse, nur in etwas veränderlicher Ausbildung zeigen. Die Sehzellen (sz^d) haben fast nie einen vollständig runden Querschnitt, da sie meist nicht genau quer getroffen sind, entsprechend den Längsschnitten, auf denen sie nie einen ganz geraden Verlauf haben. Auch hier können wir deutlich das axiale hellere Röhrchen (*i*) von einer dunkleren Randzone (*a*) unterscheiden; das Röhrchen hat einen etwas größeren Durchmesser als in der proximalen Retinaregion, und die Fibrille ist in ihm sehr deutlich wahrzunehmen, ebenso eine Anzahl Radiärfädchen, häufig fünf oder sechs, die von der Fibrille zur Röhrchenwand ziehen (Fig. 15 *a*). Seltener waren drei Fibrillenquerschnitte in den Röhrchen zu sehen (Fig. 15 *a*), die wohl sicher drei getrennt verlaufenden Fibrillen entsprechen dürften, und nicht etwa als eine stark geschlängelte Fibrille aufzufassen sind, wie man annehmen könnte. Diese Inkonstanz in der Zahl der Fibrillen, wobei jedoch eine Fibrille den häufigsten Fall vorstellt, hat auch HESSE in den Stäbchen von *Pecten* beobachtet (00, Taf. XXVI, Fig. 15, 21). Die Randzone der Sehzellen hat eine ganz regelmäßige Struktur, die aus radiär verlaufenden feinen Fädchen besteht, die in ungefähr gleichem Abstand voneinander von innen nach außen verlaufen und in beide Wände mit geringen Verbreiterungen übergehen (Fig. 15 *a*). Diese Bilder sind zum Teil ganz außerordentlich klar; sie lassen sich wohl am einfachsten so deuten, daß die Randzone der Sehzellen aus einer Wabenschicht besteht und die beschriebenen Fädchen die radiär geordneten Wände der Waben sind. In ähnlicher Weise dürfte sich auch die Radiärstruktur des Röhrchenquerschnitts deuten lassen. Das heißt, daß das Röhrchen aus einer Schicht protoplasmatischer Waben besteht, die radiär angeordnet sind, und in deren axialer Wabenkante die Fibrillen verlaufen. Daß eine große Verschiedenheit des Plasmas des Röhrchens und des der Randzone bestehen muß, ist klar. In den distalen Partien der Sehzellen sind diese Verhältnisse oft schwer oder überhaupt nicht zu erkennen: ja in einzelnen Fällen schien die ganze Rindenschicht in ein feinstes Faserwerk aufgelöst (Fig. 16 [*VIII*] links unten). — Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, daß HESSE in seinen Untersuchungen über die Sehorgane der Polychäten einen Querschnitt durch die Stäbchenschicht der Retina von *Nereis pelagica* (99, Taf. XXII, Fig. 8) abbildet, der in bezug auf die Sehzellenquerschnitte den Verhältnissen bei *Nautilus* im wesentlichen zu entsprechen scheint. Er selbst gibt dazu keine Erklärung, aber aus seiner Abbildung erkennt man, daß es sich auch hier um eine Randzone und ein Röhrchen handelt, in welchem eine bis vier Fibrillen verlaufen. Auch die sehr verschiedene Größe der Querschnitte der Sehzellen zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Nautilus*. — Unser Querschnitt Fig. 22, der etwa in der gleichen Höhe wie Fig. 14 geführt ist, aber von der andern Retina stammt, zeigt die Sehzellen, die schlecht erhalten sind; sie sind kenntlich durch die in ihnen verlaufende Fibrille (vgl. auch den Längsschnitt Fig. 21); die Zwischensubstanz erscheint nicht wabig und die Limitansfasern (*lf*) heben sich nur schwach von ihr ab. Auf dem Längsschnitt (Fig. 21) durch die gleiche Region sieht man die lamellöse Struktur der Zwischensubstanz, die im Querschnitt keine Struktur zeigt.

Sehr große Schwierigkeiten bietet die Deutung der Limitansfaserquerschnitte der distalen Retinaregion, die so wechselnde und schwer verständliche Bilder zeigen, daß ich mich darauf beschränke, die Befunde einfach mitzuteilen. Auf Fig. 14 (*VI*) ist von der regelmäßigen Anordnung der Limitansfasern der Fig. 13 kaum mehr etwas zu erkennen; die Querschnitte der Fasern haben sehr verschiedene Formen angenommen: ja ich vermag nicht einmal in jedem einzelnen Fall mit Sicherheit zu entscheiden, was alles zu einer Limitansfaser gehört. Die Fasern erscheinen meist nicht mehr rund oder punktförmig, sondern als kurze oder längere Striche, die zum Teil in Reihen angeordnet sind. Zuweilen setzt sich ein solcher Strich aus einer Reihe von Punkten zusammen. Andre Fasern haben dreieckige Form und lassen in ihrem Inneren ein kleines Lumen erkennen. In der Zwischensubstanz haben sich vacuolenartige Hohlräume gebildet, an deren Wände die meisten Limitansfasern sich anlehnen. In der mittleren distalen Retinaregion Fig. 15 (*VII*) erscheinen die Limitansfasern noch im wesentlichen ebenso, nur mit dem Unterschied, daß sie häufiger aus Punktreihen bestehen. Auf dem Querschnitt durch die obere Retinapartie (Fig. 16 [*VIII*]) sind die einzelnen Fasern als solche gar nicht mehr zu erkennen; die ganze Substanz der Limitansfasern ist um die erwähnten vacuolenartigen Räume zusammengetreten, und diese Partien machen den Eindruck von siebartig durchbrochenen Platten, deren einzelne Durchbohrungen verschieden groß sind.

Ein Querschnitt durch eine etwas höher gelegene Partie läßt nur noch die Limitansfaserbildungen erkennen, die sich als Gruppen durchbrochener Platten darstellen, die durch Vacuolen voneinander getrennt sind. Eine derartige Gruppe von Limitansfaserbildungen zeigt Fig. 17 (*IX*); von den Sehzellen ist in dieser Höhe nichts mehr zu sehen, was auch den Längsschnitten durch diese Region (Fig. 19) entspricht. Der Querschnitt Fig. 17 ist etwa durch die untere Partie der Fig. 19 geführt. Die Limitansfasergebilde sind hier ziemlich dick und zerfasern sich distal immer feiner, bis sie in die bei schwacher Vergrößerung granuliert erscheinende Substanz, welche die Retina distal als ziemlich dicke Schicht begrenzt, übergehen. Ich will diese Schicht Limitansmembran (*lm*) nennen, da ich vermute, daß sie aus den Limitansfasern hervorgeht. Bei starker Vergrößerung erkennt man einen wabig-netzigen Bau dieser Limitans und bemerkt, daß sie durch Längszüge von Wabenreihen, deren Lumina immer kleiner und deren Wände immer dicker werden, in die Limitansfasergebilde übergeht. Auf Fig. 20 ist dieser Übergang von Fasern in die Limitans bei starker Vergrößerung dargestellt; man bemerkt hier, daß sich die Limitansfasergebilde in feine Fäserchen auflösen, die aber durch zarte Querverbindungen miteinander zusammenhängen. Ich will diese Übergangszone als Limitansfaserkegel bezeichnen. Dieselben sind übrigens auch auf dem Schema Fig. 1 deutlich zu erkennen, hier jedoch der Übersichtlichkeit halber so dargestellt, als ob jede Limitansfaser einen ganz isolierten Verlauf habe, an ihrem terminalen Ende sich in einen Faserkegel auflöse und dann in die Limitans übergehe.

Ich glaube, daß die ununterbrochene Verfolgung der Querschnittsbilder die vorgetragene Ansicht über die distalen Enden der Limitansfasern und ihr Verhalten zu den Sehzellen im allgemeinen ganz sicher stellt. Ich betone das hier besonders, weil man vielleicht bei dem Vergleich der *Nautilus*-Retina mit der der cyclobranchen Prosobranchiaten, der doch bei dem verwandten Aufbau dieser Augen nahe liegt, den Eindruck gewinnen könnte, als ob die Deutung der Elemente, wie ich sie hier gegeben habe, gerade umgekehrt werden müßte. Bei *Patella* z. B. beschreibt Hesse das Stäbchen als ein spindelförmiges Faserbündel, das sich distal auffasert und in eine innere Sekretmasse vordringt (vgl. 1902, Taf. XXXIII, Fig. 8), ähnlich wie ich bei *Nautilus* die Auflösung der Limitansfaser in den Faserkegel und den Übergang in die Limitans beschrieben habe. Dem gegenüber muß also hier nochmals betont werden, daß die Natur der Sehzellen wegen ihrer Verbindung mit den Nervenfasern ganz zweifellos sichergestellt erscheint. Auch eine eventuelle Vergleichung der Limitansfasern mit den sogenannten Stäbchen der Dibranchiaten-Retina scheint kaum möglich. Jedenfalls lassen sich die Limitansfasern und ihre distalen Faserkegel in keiner Weise als etwas betrachten, was mit der Aufnahme des Lichtreizes in irgendeiner Beziehung steht.

Eine gesonderte Membran an der Innengrenze der beschriebenen Limitans, wie sie Hensen angibt, vermochte ich ebensowenig wie Haller aufzufinden.

Ich muß nun der Vollständigkeit halber noch zweierlei Gebilde erwähnen, die ich in der Limitans festzustellen vermochte, über deren Bedeutung ich mir jedoch nicht klar geworden bin, und die sehr wohl von irgendwelchen postmortalen Veränderungen herrühren könnten. Einmal sind auf dem Längsschnitt (Fig. 19) in der Zone der Faserkegel (*hk*) halbkuglige homogene Gebilde zu erkennen, die sich auch nach der Limitans zu zerfasern. Zweitens fand ich rundliche Elemente im Querschnitt in der allerinnersten Schicht der Limitans (Fig. 18 *X*, *y*). Man möchte sie fast als Querschnitte von Sehzellen oder gar als Enden von solchen ansprechen; eine Vermutung, die damit hinfällig wird, daß diese Gebilde in keinem wahrnehmbaren Zusammenhang mit den Sehzellen stehen. Beide Bildungen fand ich ziemlich häufig, so daß ich dazu neige, ihnen irgendeine reale Unterlage zuzusprechen.

Ich gehe nun dazu über zu erörtern, welche Bedeutung den einzelnen Bestandteilen, die ich in den Sehzellen unterschied, in morphologischer und physiologischer Beziehung zukommen dürfte.

An der Basis der Sehzellen tritt eine Nervenfaser in sie ein, die aus vollständig homogener, schwach lichtbrechender Substanz besteht und bis an den Kern zu verfolgen ist; es folgt dann eine Partie, in der von der Nervenfaser meist nichts zu beobachten ist, in welcher Kern und Phaosom liegen, und nicht weit oberhalb derselben beginnt ein Röhrchen von ähnlicher Lichtbrechung, wie die zutretende Nervenfaser, in dem eine, seltener mehrere Fibrillen verlaufen. Der einzige Unterschied zwischen der proximalen Nervenfaser und diesem distalen Röhrchen ist also der, daß wir im letzteren noch eine Fibrille zu unterscheiden vermögen.

Darin besteht aber meines Erachtens kein so großer Unterschied, daß wir das distale Röhrchen nicht auch als Nervenfaser, die hier allerdings in der Zelle verlaufen würde, ansehen sollten, und damit kommen wir zu einer Vorstellung, die schon zu einer Zeit gebildet wurde, als man Nervenfibrillen und Nervenfasern noch nicht scharf voneinander trennte, nämlich die Sehzelle als eine periphere Nervenzelle aufzufassen, die mit ihrem distalen Nervenfortsatz den Reiz rezipiert und mit ihrem proximalen zentripetalen Fortsatz den Reiz nach dem Zentrum weiterleitet, wie das R. Greeff für die Sehzellen der Alciopiden angenommen hat. In diesem peripheren Fortsatz verläuft die Nervenfibrille, umgeben von schwächer lichtbrechender Substanz, die vermutlich dasselbe, wie die schwach myelinhaltige Perifibrillärsubstanz von Apáthy vorstellt. In der Fibrille können wir uns nun das lichtrecipierende Element vorstellen, welches zugleich den Reiz zentripetal leitet; ich konnte die Fibrille nicht bis an das Phaosom verfolgen und muß annehmen, daß sie sich entweder schon vorher in noch feinere Primitivfibrillen spaltet, die ich nicht wahrzunehmen vermochte, oder daß sie überhaupt an ihrem sichtbaren Ende aufhört, und die Perifibrillärsubstanz oder andre Bestandteile die Leitung weiter übernehmen. Meine Beobachtungen entsprechen in diesem Punkt manchen Erfahrungen von R. HESSE, der auch oft in dem distalen Teil von Sehzellen Fibrillen beschrieben hat, die er proximad nicht weiter zu verfolgen vermochte; oft vielleicht deshalb, weil, wie er annimmt, die Fibrille in der Zelle eine andre Konsistenz hat und hier auch dicker ist. Ob dem Phaosom bei dem Receptionsprozeß irgendeine Bedeutung zufällt, ist schwer zu sagen; die nervöse Substanz, die sich oberhalb des Phaosoms vermutlich verteilt, sammelt sich unterhalb des Kerns wieder und bildet die centripetale Nervenfaser, die hier also nur aus der sogenannten Perifibrillärsubstanz bestehen würde, der wir damit aber auch leitende Funktionen zuerkennen müssen. Dieser Auffassung steht nun meines Erachtens nichts im Wege, da wir nach dem heutigen Stand unsrer neurologischen Kenntnisse noch nicht überzeugt sind, daß die Nervenfibrillen die einzig leitenden Elemente für nervöse Reize darstellen. Die Grundsubstanz der Phaosome hat das gleiche Aussehen, wie die Nervenfasern; man könnte daher versucht sein anzunehmen, daß die Phaosome von den Nerven gebildet werden, ebenso wie man früher annahm, daß die Stäbchen der Wirbellosen und die Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere als Teile von Nervenfasern anzusehen seien, was man ebenfalls aus der gleichen Konsistenz schließen zu dürfen glaubte. Tatsächlich hat auch KÜHNE nachgewiesen, daß die Substanz der Außenglieder der Stäbchen und Zapfen mit dem Myelin chemisch nahe verwandt ist und hat diese Substanz als Myeloid bezeichnet.

HENSEN vertrat die Ansicht, daß die Nervenfaser direkt in die Sehzelle eintrete; seine Auffassung wurde bald schroff zurückgewiesen und als unmöglich bezeichnet und erst wieder wenigstens zum Teil möglich gemacht, als APÁTHY überzeugend nachwies, daß die in den Nervenfasern verlaufende nervöse Fibrille in die Ganglienzelle bzw. Sinneszelle eintrete, während die eigentliche Faser allmählich in die Zelle übergehen soll.

Meistens wird diese Frage, ob die Nervenfaser als ganze in die Zelle eintritt, gar nicht näher untersucht, und man begnügt sich damit, entweder nur festzustellen, daß die Sehzelle einen Nervenfortsatz hat, oder daß eine Fibrille aus der Faser in die Zelle übergeht. Trotzdem scheint mir dieser Punkt doch von einiger Bedeutung zu sein; abgesehen davon, daß es histologisch interessant ist, daß sich die Nervenfaser in der Zelle als gut unterscheidbares Element fortsetzt, kann diese Tatsache auch gerade für den schon oben erwähnten Punkt, daß Inhaltskörper wie Phaosome entweder direkt mit den Nervenfasern zusammenhängen oder doch wenigstens aus denselben entstanden zu denken sind, in Betracht kommen. Aber noch in andrer Beziehung kann der Nervenfasereintritt in die Sehzellen für die ganze Auffassung derselben von Bedeutung werden, insofern nämlich, ob die Sehzellen ausnahmslos als primäre Sinneszellen aufzufassen sind, wie man bisher annimmt, oder ob sie nicht vielleicht zum Teil als sekundäre Sinneszellen zu betrachten sind, eine Frage, die auch ganz abgesehen davon, ob sich der Begriff des Neurons aufrecht erhalten läßt oder nicht, von einigem Interesse sein muß. Denn, bei dem Nerveneintritt in die Retina von *Nautilus* und noch mehr, wie wir unten sehen werden, bei den Dibranchiaten, hat man den Eindruck, als ob die Nervenfaser in die Sehzelle hineingewachsen wäre, was aber allerdings noch tatsächlich festgestellt werden müßte. Im andern Fall, wenn die Nervenfaser als Produkt der Sinneszelle aufzufassen ist, müssen wir annehmen, daß das Röhrchen und der Nerv in der Zelle auf ähnliche Weise entsteht, wie bei der Entstehung der Nervenfaser der Wirbeltiere in den ausgewanderten Zellen, die sich zu Ketten zusammenschließen, sich homogene, schwächer lichtbrechende Röhrchen zu Achsenzylindern differenzieren sollen (nach Balfour, Dohrn, Beard u. a.).

Daß ich die distale Partie der Sehzelle nicht als Stäbchen bezeichne, hat folgende Gründe. Kurz vor dem Durchtritt durch die Grenzmembran hört die Pigmentierung der Sehzellen auf, sonst vermag ich keine wesentlichen Unterschiede in diesen beiden Teilen der Sehzellen zu erkennen. Die einzigen Punkte, die sich für die Stäbchennatur des distalen Teils der Sehzelle anführen ließen, sind die, daß sich das axiale Röhrchen distal allmählich etwas verbreitert, und daß die es umgebende Randzone der Sehzelle eine Struktur zeigt, welche ich in ihrem proximalen Teil nicht nachzuweisen vermochte. Diese Veränderungen scheinen jedoch nicht wesentlich genug, um den ganzen distalen Teil als Stäbchen zu bezeichnen. Unter dem Begriff »Stäbchen« sind schon so viele vollkommen verschiedene Elemente zusammengefaßt worden, daß es ausgeschlossen scheint, in dieser Menge von differenten Bildungen eine Einheit herauszufinden; ich will daher nur von solchen Tiergruppen Sehzellen zum Vergleich heranziehen, deren entsprechende distale Teile als »Stäbchen« bezeichnet worden sind, nämlich die Sehzellen von litoralen Raubanneliden und von einigen Lamellibranchiaten, welche meines Erachtens entschiedene Ähnlichkeit mit jenen von *Nautilus* aufweisen. Was die Sehzellen der Raubanneliden angeht, so habe ich schon oben, bei Besprechung der Querschnitte, auf die Ähnlichkeit meiner Befunde mit denen Hesses hingewiesen. Bei den Sehzellen dieser Polychäten ist allerdings die distale Region lange nicht so hoch wie bei *Nautilus*, aber es sind auch die Augen dieser beiden Formen sehr verschieden groß. Den basalen Nervenzutritt hat Hesse nicht genauer untersucht, da es ihm hauptsächlich darauf ankam, das Receptionsorgan in der Retina aufzufinden. Der distale oder Stäbchenteil der Sehzellen besteht aus »einer dichteren dunkler färbbaren Wand« (99, S. 452), die einen Hohlzylinder bildet, und einer helleren axialen Partie, in der eine Fibrille verläuft. Auf Taf. XXII, Fig. 13 bildet Hesse die Übergangsstelle der pigmentierten proximalen Sehzellenregion in die distale im Querschnitt ab; hier erkennen wir, daß der Durchmesser der Zelle in beiden Regionen im wesentlichen der gleiche ist; auf dem entpigmentierten Querschnitt erkennen wir auch, daß das zentrale Röhrchen sich hier noch findet, aber mit geringerem Durchmesser, genau wie bei *Nautilus*. Verschiedenheiten in der Färbbarkeit der das Röhrchen umgebenden Randzone in der distalen und proximalen Partie lassen sich nach Hesses Beschreibung nicht beurteilen, da er nur die Randzone des distalen Sehzellenteils schildert. Fragt man nun nach dem eigentlichen Unterschied in den beiden Regionen der Sehzellen, so ist es im wesentlichen nur die Pigmentierung, welche die proximale Region von der distalen unterscheidet. Ich bin nun mit Hesse auch der Ansicht, daß die distale Partie der Sehzellen als Lichtreceptionsorgan dient, sehe darin aber keinen Grund, diese ganze Partie als Stäbchen zu bezeichnen[1].

Aus dieser Darstellung des Baues der Sehzellen bei einigen Polychäten wird man erkennen, daß es sich hier, abgesehen von dem Phaosom, um entsprechende Verhältnisse handelt wie bei den Sehzellen von *Nautilus*; darum, weil sich bei *Nautilus* auch kein wesentlicher Unterschied in den beiden Teilen der Sehzellen beobachten ließ, habe ich von der Bezeichnung »Stäbchen« für die distale Region der Sehzelle abgesehen.

---

[1] Selbst wenn ein Unterschied zwischen der distalen und proximalen Randzone der Sehzelle besteht, so wäre doch nur diese, und nicht der ganze distale Sehzellenteil als Stäbchen zu bezeichnen.

Ich kann hier vielleicht noch die übrigen Übereinstimmungen zwischen dem Bau der Augen der litoralen Raubanneliden und des *Nautilus* hervorheben. Zwischen den beschriebenen Sehzellen liegen sogenannte Sekretzellen mit distaler gelegenen schmalen Kernen; von diesen geht je eine Faser aus, die zwischen den Sehzellen hinzieht, und vor ihrem Übergang in die, die Retina innen begrenzende Sekretmasse ebenfalls einen Kegel bildet. Die Sekretzellen sind den Sehzellen gegenüber allerdings sehr in der Minderzahl. Die Sekretmasse erfüllt bei diesen Polychäten stets das ganze Augenlumen, was einen Unterschied gegenüber dem *Nautilus*-Auge darstellt, der jedoch möglicherweise nur auf der Kleinheit des Lumens beruht. Während bei den Polychäten diese Sekretmasse als Linse funktioniert, wird die Verstärkung des Lichtreizes bei *Nautilus* vielleicht in jeder Zelle von dem Phaosom bewirkt; dieselbe Bedeutung hat vielleicht auch das Phaosom in den andern Sehzellen, bei welchen es bisher beschrieben wurde.

Die Sehzellen der Retina von *Cardium muticum* und die sogenannten Stäbchenzellen von *Pecten* zeigen ebenfalls eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *Nautilus*, wenn sie auch geringer ist, als die mit den erwähnten Polychäten. In beiden Fällen ist an den Sehzellen ein Stäbchenteil beschrieben worden, nämlich der Teil, der als zylindrisches Gebilde in eine ihn umgebende Zwischenmasse eingebettet ist und den distalen Abschnitt der Sehzelle vorstellt. Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Sehzellpartien wird jedoch nicht erwähnt, und das, was in diesem Fall den Ausschlag zu der Bezeichnung »Stäbchen« gegeben haben dürfte, ist der Umstand, daß hier eine äußerlich scharfe Abgrenzung der Retina in zwei Zonen dadurch möglich ist, daß die distale Region, welche vermutlich die recipierende sein wird, von einem andern Medium umgeben ist.

Ein Vergleich des feineren Baues läßt sich nicht durchführen; aber schon aus dem Angeführten geht hervor, daß bei diesen Lamellibranchiatenformen, ebenso wie bei den besprochenen Polychäten, einfach die distalen recipierenden Elemente, die sich beide Male äußerlich scharf abgrenzen ließen, welchen aber keine wesentliche Differenzierung der Sehzellen entsprach, als Stäbchen bezeichnet worden sind. Das heißt aber die Elemente nach physiologischen Gesichtspunkten einteilen, wenn man Gebilde gleicher physiologischer Bedeutung zusammenstellt und mit einer gemeinsamen Bezeichnung versieht. Von diesem Gesichtspunkt ist es auch, wie schon HESSE sehr richtig betont hat, für den Prozeß der Lichtreception ganz gleichgültig, welcher der beiden meist zu unterscheidenden Zelltypen die accessorischen und inkonstanten Bestandteile, wie Pigment, Stäbchen usw., enthält, resp. ausbildet, abgesehen natürlich von dem Nervenfortsatz, und der nervösen Fibrille, welche die Sehzelle charakterisieren. Daß jedoch für solche analogen Gebilde Bezeichnungen verwandt werden, die doch schon als morphologische Bestandteile von Zellen, nämlich als bestimmte plasmatische Differenzierungsprodukte der Sehzellen von cuticularer Konsistenz (z. B. Arthropoden, dibranchiaten Cephalopoden), ihre Bedeutung haben, halte ich nicht für richtig. Und gerade der Begriff »Stäbchen« ist so allgemein eingebürgert, daß es entschieden richtiger wäre, ihn auf solche Fälle zu beschränken, wo nur ein plasmatisches Differenzierungsprodukt, nicht aber ein aus einer oder wenigen Fibrillen bestehendes so bezeichnet wird. Ich weiß wohl, daß es oft schwierig ist, eine solche Scheidung durchzuführen, aber nur sie kann zu einer Klärung dieses bisher verworrenen Begriffes führen. Daß hierbei, wie es leicht vorkommen kann, Stäbchen und Receptionsorgan dasselbe Element sind, tut dieser Einteilung keinen Abbruch (Stiftchensäume bei Arthropoden), sondern eben nur, daß für morphologisch so offenbar verschiedene Elemente die gleiche Bezeichnung angewandt wird, ist zu vermeiden.

Hesse betont auch, daß den Stäbchen eine »morphologische Bedeutung« nicht zugesprochen werden dürfe, und er hat versucht, alle Stäbchen, die als solche beschrieben worden sind, in folgender Definition zusammenzufassen: »Ein Stäbchen ist ein äußerer, anatomisch einfach abtrennbarer Teil einer Sehzelle, der die recipierenden Endigungen enthält, außer diesen aber häufig noch andre Bestandteile umfaßt, wie lebendes Plasma oder Stützgebilde« (1902, S. 607). Wie man sieht, sucht diese Definition allen derartigen Bildungen möglichst gerecht zu werden, aber tatsächlich ist es ausgeschlossen, auf die Dauer die Bezeichnung Stäbchen für Receptionsorgan aufrecht zu erhalten, und es dürfte nur noch zu größerer Konfusion Veranlassung geben.

Nach der bisherigen Bezeichnungsweise hätte ich also, trotz des geringen Unterschiedes des proximalen und distalen Teils der Sehzellen des *Nautilus*, letzteren als Stäbchen zu bezeichnen. Ich ziehe es aber aus den besprochenen Gründen vor, diesen Teil einfach als »distalen Sehzellenteil« zu bezeichnen, mit der Erklärung, daß ich der Nervenfibrille in ihm lichtrecipierende Bedeutung zuschreibe, analog den distalen Teilen der Sehzellen der Polychäten und Lamellibranchiaten. Es ist wohl möglich, daß bei dem Prozeß der Lichtreception noch weitere Elemente der Retina notwendig sind. Ich meine hier besonders die lamellöse Zwischensubstanz, die sehr wohl mit dem Receptionsprozeß in Zusammenhang stehen kann; ja, man könnte vermuten, daß ihr gewissermaßen die gleiche physiologische Bedeutung zufällt, wie der von M. SCHULTZE beschriebenen Plättchenstruktur der Stäbchen der dibranchiaten Cephalopoden und der Außenglieder der Stäbchen und Zapfen bei Wirbeltieren.

Die Bedeutung der Limitanszellen ist wohl in folgendem zu suchen; die innere Schicht, die ich als Limitansmembran bezeichnet habe, und die ein Produkt der Limitanszellen ist, schützt die lichtrecipierenden Elemente gegen außen. In der darunter liegenden distalen Retinaregion sind die Limitansfasern jedenfalls als Stützorgane zu betrachten, während sie mit ihrer plasmatischen Substanz, welche die sog. Zwischensubstanz darstellt, die Sehzellen gegeneinander isolieren und sich event. am Receptionsprozeß beteiligen. In ihrer proximalen Region sind die Limitanszellen ziemlich stark pigmentiert, und, wie schon oben bemerkt, liegt Grund zur Annahme vor, daß in ihnen hier Pigmentwanderungen stattfinden, die dazu dienen dürften die basalen Teile der Sehzellen, vielleicht besonders die Phaosome, bei Einwirkung von Lichtreizen voneinander optisch zu isolieren. Wie bei Pigmentwanderungen überhaupt, müssen wir auch hier den Zellen, in welchen sich diese Wanderung vollzieht, eine gewisse Reaktion auf Lichtreize zusprechen.

Aus diesen Erörterungen geht hervor, daß in der Retina von *Nautilus* ziemlich komplizierte Verhältnisse vorliegen, und daß sie unter den bekannten Retinae der Wirbellosen eine ziemlich isolierte Stellung einnimmt. HESSE, der die Sehorgane nach morphologischen Gesichtspunkten eingeteilt hat, unterscheidet zwei Hauptgruppen derselben, von welcher die erste die große Menge der Organe umfaßt, deren Sehzellen mit freien Neurofibrillenenden versehen sind. Als zweite Gruppe stellt er ihr jene Augen gegenüber, deren Sehzellen Phaosome enthalten, es sind dies nur ganz wenige. Diese zweite Gruppe, die uns hier besonders interessiert, teilt er wiederum in Sehorgane mit epithelialen Sehzellen und solche mit intraepithelialen Sehzellen ein; zu letzterer Gruppe rechnet er die Ocellen von *Stylaria lacustris* und die vermutlichen Sehzellen in der Haut der Lumbriciden. Zu der Gruppe von epithelialen Sehzellen mit

Phaosomen stellt er nur die Augen der Salpen, nach GÖPPERTS Beschreibung, deren Natur ihm jedoch fraglich erscheint. HESSE bezeichnet diese ganze zweite Hauptgruppe nur als eine provisorische, da er vermutet, daß auch in den Phaosomsehzellen sich Fibrillen nachweisen lassen würden, was dann jeden grundsätzlichen Unterschied von der ersten Gruppe beseitigen würde. Einen solchen Zustand haben wir nunmehr in den *Nautilus*-Sehzellen gefunden, da sich in ihnen sowohl ein Phaosom, als auch eine Fibrille und nach der bisherigen Auffassung auch ein Stäbchenteil feststellen ließ. Ich kann daraus wohl schließen, daß HESSE nun seine zweite Gruppe überhaupt aufgeben wird, vorausgesetzt, daß er die Phaosome des *Nautilus*, ebenso wie ich, den bisher beschriebenen Phaosomen entsprechend erachtet.

Betrachten wir zum Schluß die *Nautilus*-Retina in ihrem Verhältnis zum ganzen Auge, so können wir auf Grund unsrer vergleichenden Kenntnisse nicht behaupten, daß die Retina für ein einfaches Camera-Auge zu kompliziert gebaut sei, oder gar hieraus schließen, daß das *Nautilus*-Auge von einem komplizierter gebauten Typus abzuleiten sei, also eine Hemmungsbildung darstelle. Wir fanden, daß die Retina der litoralen Raubanneliden einen ähnlichen Bau hat und können auch bei einem Vergleich der ganzen Augen miteinander eine etwa gleich hohe Entwicklungsstufe konstatieren. Bei jenen Polychäten ist allerdings nie das richtige Camera-Auge ausgebildet, sondern das Lumen fast immer von einer als Linse funktionierenden Sekretmasse erfüllt; häufig läßt sich bei diesen Augen noch der Zusammenhang zwischen Retina und äußerem Epithel, sowie von Sekretmasse und Cuticula wahrnehmen. Jedenfalls kommen diese Augenformen dem *Nautilus*-Auge näher, als die primitiven Sehorgane einiger Prosobranchiaten, deren Retina, wie im Laufe dieser Darstellung mitgeteilt wurde, keine Übereinstimmung in ihrem Bau mit der *Nautilus*-Retina aufweist.

Wie aus dem Vergleich der *Nautilus*-Retina mit jener der Dibranchiaten, der erst nach Behandlung der Retina der letzteren vorgenommen werden soll, hervorgeht, ist die *Nautilus*-Retina als eine ursprünglichere Form anzusehen, als die der Dibranchiaten. Diesen Umstand kann man für die primitivere Natur des *Nautilus*-Auges geltend machen. Hierfür spricht auch die Entwicklungsgeschichte des Dibranchiaten-Auges, die wir durch GRENACHER kennen gelernt haben; wonach das Auge in seinem Entwicklungsgang das Stadium des einfachen Camera-Auges durchläuft und auch für einige Zeit aus dem Kopf als gestieltes Organ hervorsteht; noch andre Gründe, die sich für die primitive Natur des *Nautilus* überhaupt anführen lassen, sind z. B. die Gehörorgane, die »mit der bleibenden Lage der Gehörorgane bei *Nautilus* übereinstimmen« (74, S. 483); ebenso soll die Trichterausbildung hierfür sprechen. Es ist allerdings fraglich, ob wir berechtigt sind, aus der Entwicklungsgeschichte der Dibranchiaten auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Nautilus* Rückschlüsse zu ziehen, denn das Camera-Auge ist eben ein Stadium, welches bei der Bildung des Blasenauges durchlaufen werden muß, während das *Nautilus*-Auge selbst doch schon durch Ausbildung des scharfen Übergangs der Retina in die vordere Augenwand sich von diesem Durchgangsstadium etwas entfernt hat. Daß die Retina nicht allmählich in die vordere Augenwand übergeht, könnte eventuell für die Auffassung geltend gemacht werden, daß das *Nautilus*-Auge eine Hemmungsbildung darstelle und von einem Blasenauge abzuleiten sei. Der Umstand, daß die vordere Öffnung viel zu groß ist, um ein Bild auf der Retina zu entwerfen, könnte diese Auffassung stützen, da es unwahrscheinlich ist, daß dieser Zustand konstant werden konnte, da das Auge bei einer geringen Vervollkommnung, nämlich durch Verkleinerung der Pupille, in seiner Leistungsfähigkeit bedeutend gewonnen hätte, indem, um mit Beer zu reden, das Photirorgan damit zu einem Idirorgan geworden wäre. Gegen die Ansicht, daß das *Nautilus*-Auge vom Blasenauge abzuleiten sei, möchte ich betonen, daß es nach den bisherigen Erfahrungen wenig einleuchtend ist, daß das Rudimentärwerden des Auges durch Bildung einer Öffnung sich äußern sollte, vielmehr dürften wir eher erwarten, daß besonders in der Ausdehnung und Differenzierung der Retina bedeutende Veränderungen eingetreten wären. Das sind, meines Erachtens, die Hauptpunkte, die sich für die Beurteilung der Stellung des *Nautilus*-Auges anführen lassen. Ob die Entwicklungsgeschichte hierüber noch einmal weiteren Aufschluß bringen kann, muß die Zukunft lehren.

B. Dibranchiaten.

Das Auge der Dibranchiaten ist frühzeitig genauer untersucht worden. Auch der feinere Bau seiner Retina wurde schon in den 60er Jahren eingehend von Hensen (65), Max Schultze (69) und Babuchin (69) erforscht. Erst Grenachers (84) hervorragenden Untersuchungen verdanken wir im wesentlichen unsre heutigen Kenntnisse vom Aufbau der Retina. Seitdem haben sich noch v. Lenhossék und HESSE eingehender mit der Retina beschäftigt und besonders die Beziehungen der nervösen Elemente zu den Sehzellen untersucht. GRENACHER meinte, daß die Rhabdome, die er, in Analogie mit den Verhältnissen bei Arthropoden, auch hier fand, als die eigentlichen Lichtreceptionsorgane anzusehen seien, wobei er sich jedoch der Schwierigkeiten bewußt war, die sich seiner Auffassung entgegenstellten. Als nervöses Element in der Sehzelle bezeichnet er eine »Nervenfaser«, die er im ganzen Verlauf der Sehzellen vom distalen Ende der Stäbchen bis in den proximalen Nervenfortsatz beschreibt und abbildet; sie soll die von den Rhabdomen recipierten Reize weiterleiten. Ein Hauptverdienst GRENACHERS besteht darin, daß er die Einschichtigkeit der Retina, im Gegensatz zu HENSEN, nachwies und damit die Möglichkeit eines Vergleichs mit der ganzen Vertebraten-Retina ausschloß. Später versuchte v. LENHOSSÉK (94) einen Teil der Vertebraten-Retina mit jener der Dibranchiaten zu homologisieren. Er bestritt auch die Existenz einer in die Sehzelle eintretenden Nervenfibrille und behauptete, daß die Nervenfaser einfach in die Zelle übergehe, ja daß es überhaupt als etwas Unmögliches zu betrachten sei, daß eine Nervenfaser in eine Sinneszelle eintrete; letztere sei vielmehr als Sinneszelle mit centripetalem Nervenfortsatz zu betrachten. Feinere Verhältnisse im Bau der Sehzellen scheinen LENHOSSÉK, obwohl er verschiedene Konservierungs- und Färbungsmethoden anwandte, entgangen zu sein, da er fast alle Resultate nach Präparaten, die mit der GOLGIschen Silberimprägnations-Methode behandelt waren, beschreibt. HESSES (00) Untersuchungen fußten im wesentlichen auf GRENACHERS Befunden; ihr Hauptergebnis war, daß er als eigentliches Receptionsorgan in jeder Sehzelle eine Neurofibrille mit Endknöpfchen nachzuweisen suchte, die der GRENACHERschen Nervenfaser entsprach. Er verfolgte die Fibrillen bis in den Nervenfortsatz und brachte sie schließlich hinsichtlich ihrer Funktionierung in sehr plausiblen Zusammenhang mit der von RAWITZ (91) in der Dibranchiaten-Retina beobachteten Pigmentwanderung.

Ich wende mich gleich zur Schilderung meiner eignen Befunde und werde an geeigneter Stelle die bisherigen Angaben mit den meinigen vergleichen. Meine Untersuchungen führten mich, wie ich voraus bemerken will, zu dem wesentlichen Ergebnis, daß wir nicht berechtigt sind eine besondere Nervenfibrille als Receptionsorgan in der Sehzelle zu unterscheiden, daß ein Endknöpfchen mit einer Fibrille im Zusammenhang nicht zu bestehen scheint, wir vielmehr die proximal in die Sehzelle eintretende eigentliche Nervenfaser, als wohl unterscheidbare Nervenlamelle, bis in die Höhe der Stäbchensockel zu verfolgen vermögen. Abgesehen davon, sollen aber auch die übrigen Verhältnisse in der Retina, wie Stäbchen usw., Berücksichtigung finden. Für eine Form (*Illex*) bin ich ferner in der Lage, einige für die Dibranchiaten-Retina bisher noch unbekannte Tatsachen mitzuteilen.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf die Retinae von *Sepia officinalis*, *Eledone moschata* und *Illex coindetii*, die ich, so weit die Verhältnisse die gleichen sind, zusammen behandeln kann, da sich die Befunde bei den einzelnen Formen wesentlich zu ergänzen vermögen, und es mir darauf ankommt, den Bau der Retina der Dibranchiaten im allgemeinen nach meinen Untersuchungen darzustellen. Bei der bildlichen Wiedergabe zog ich es vor, die zu einer Retina gehörigen Figuren auf der Tafel möglichst nebeneinander zu stellen, teils aus Rücksicht auf die Übersichtlichkeit, teils weil die Größenverhältnisse der Elemente verschiedener Species zu verschieden sind und eine Kombination nicht zusammengehöriger Figuren zu falschen Vorstellungen Anlaß geben könnte.

Ich bemerkte schon oben, daß ich zur Färbung mit gutem Erfolg eine Kombination von Boraxkarmin-Osmium-Holzessig und der BLOCHMANNschen Flüssigkeit angewandt habe und will nun zunächst einen nach dieser Methode behandelten Längsschnitt, wie er auf Fig. 27, Taf. II in den richtigen Farben von *Sepia* abgebildet ist, näher erläutern; zunächst in seinem proximalen Teil. Dabei werde ich die entsprechenden Teile anders gefärbter Retinae mit in Betracht ziehen. Bekanntlich treten bei den Dibranchiaten, im Gegensatz zu *Nautilus,* die Sehzellen proximalwärts tief durch die Basalmembran (*bm*) hindurch, während die Limitanszellen (*lz*) nur bis zur Basalmembran reichen, der sie aufsitzen, ähnlich wie bei *Nautilus*. Die proximalen Enden der Limitanszellen (*lz*) sind daher auf Fig. 27 nur ganz oben zu sehen; sie sitzen der Basalmembran (*bm*) auf und zwischen ihnen verbreitern sich die durch die Basalmembran getretenen Sehzellen (*sz*). Die Sehzellen enthalten in ihrem proximalen, unter der Basalmembran gelegenen Teil einen spindelförmigen Kern (n^s) von verschiedener Form, welche von der mehr oder weniger starken Pressung durch die Nachbarzellen abhängt. Diese Kerne liegen in etwas verschiedener Höhe. Auf Fig. 27 bilden sie zwei Schichten; woraus jedoch nicht der Schluß zu ziehen ist, daß dies Verhältnis allgemein für die Retina von *Sepia* gelte, vielmehr richtet sich das ganz nach dem Alter und dementsprechend der Höhe der Retina. Der vorliegende Schnitt ist einer verhältnismäßig hohen Retina entnommen; weshalb nur zwei Schichten von Kernen vorhanden und die Kerne selbst stark in die Länge gezogen sind, was vermutlich durch Streckung der Zellen hervorgerufen wurde. Jüngere Retinae haben drei bis vier, ja sogar fünf solcher Schichten von Kernen übereinander; ein Verhältnis, das natürlich bei den verschiedenen Arten etwas differiert, ebenso wie die Sehzellen junger Retinae breiter und weniger langgestreckt sind. Dementsprechend ist die Gestalt der Kerne bei jungen Formen eine ovale (vgl. Fig. 36 *a* und *b*). Somit hat die proximale Region der Retina ein verschiedenes Aussehen, je nach der Höhe der Sehzellen, bzw. dem Alter der Retina.

Die Kerne enthalten eine ganze Anzahl von Chromatinbrocken, die in das ziemlich dichte Netzwerk, welches den Kern durchsetzt, eingebettet sind. Eine etwas andre Struktur der Sehzellenkerne beobachtete ich bei *Illex* (Fig. 47 n^s). Die ovalen oder kugeligen Kerne bestehen hier meist aus einem oder zwei zentralen mit Kernfarbstoffen färbbaren Körnchen, die von einem hellen kaum gefärbten Hof umgeben sind; auf diesen folgt eine dichte chromatische Zone, die das Korn schalenartig umgibt, und von dieser strahlen viele feine gefärbte Fädchen zur Kernmembran. Gewisse länglich ovale Kerne färben sich so stark, daß man ihre Struktur kaum erkennen kann; sie machen den Eindruck, als ob sie auch zentrale Körner enthielten, die nach allen Seiten radiäre Fasern entsenden. Die in der gleichen Zone bei *Illex* gelegenen helleren Kerne gehören zu Bindegewebszellen (Fig. 47 *bz*). Es möchte vielleicht überflüssig erscheinen, daß ich diese Kerne von *Illex* so genau bespreche; es scheint mir jedoch von einiger Bedeutung, da gerade bei *Illex* gewisse abweichende Verhältnisse im Bau der Retina bestehen. Außerdem ist es von Interesse, derartige Ausnahmen mitzuteilen, da auch die Kerne der Sehzellen bei Wirbeltieren variable Bauverhältnisse zeigen, die Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen sind.

Betrachten wir nun den proximalen Verlauf der Sehzellen auf Fig. 27 (*Sepia*), so sind sie hier als gelbe bandförmige Gebilde zu erkennen, die über dem Kern breiter als unterhalb desselben sind, sich dann proximal allmählich verjüngen und von ihrer vertikalen Richtung schräg nach rechts unten umbiegen. An den beiden Rändern sind sie von einem schmalen blaugefärbten Saum begleitet. Ich muß bemerken, daß auf der Abbildung aus technischen Gründen die

Verhältnisse nicht ganz den Tatsachen entsprechend wiedergegeben werden konnten, indem die gelben Bänder so dargestellt wurden, als ob sie oben und unten am Kern aufhörten oder hinter demselben verliefen, was an manchen Kernen durch einen schmalen gelben Saum, der seitlich vom Kern hinzieht, angedeutet ist. Tatsächlich hätten natürlicherweise eine Anzahl Kerne von dem gelben Streifen bedeckt abgebildet werden müssen, wie es auf Fig. 36 *a* rechts dargestellt ist, wo zwei proximale Sehzellenpartien von *Eledone* bei Eisenhämatoxylinfärbung wiedergegeben sind, wobei sich die Bänder besonders dunkel darstellen, und von welchen dasjenige der rechten Zelle über den Kern verläuft. Daß es sich hier tatsächlich um bandartige Bildungen handelt, welche die Sehzellen zum größten Teil erfüllen und nur von einem ganz schmalen blaugefärbten Plasmasaum umhüllt sind, wird auf den Querschnitten, welche durch die Sehzellen geführt werden, klar. Auf diesen (Fig. 31 *II*) erkennt man, daß das gelbgefärbte Band in der Sehzelle liegt, von homogenem Aussehen ist und ringsherum von einem dünnen plasmatischen Saum umgeben ist. Zuweilen verläuft durch den Querschnitt des gelben Bandes eine feine blaue Linie, die andeutet, daß die gelbe Lamelle sich in zwei gespalten hat. Daß dem so ist, vermag ich auf Flächenschnitten von *Eledone*, die in der gleichen Höhe geführt sind, zu beweisen (Fig. 37). Die Querschnitte durch diese Sehzellen, welche bedeutend mehr Plasma enthalten, lassen ganz außerordentlich mannigfaltige Bilder erkennen; die durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Lamelle besteht entweder aus einem einfachen gebogenen Band, oder sie besteht aus zwei, drei, ja sogar aus vier Blättern, die entweder zusammenhängen und dann gewissermaßen einen gefalteten Röhrenquerschnitt darstellen, oder zum Teil voneinander getrennt sind, oder alle isoliert im Plasma liegen. Auf Längsschnitten durch die entsprechenden Teile der Sehzellen von *Eledone* (Fig. 36 *b*) erhält man, wenn man die Querschnitte noch nicht kennt, ganz unverständliche Bilder. Die Zelle erscheint von einigen dunkeln, verschieden dicken Längsstreifen durchzogen, den Längsschnitten der Lamellen, die bald ganz getrennt verlaufen, bald dagegen in verschiedener Weise zusammenhängen und ähnlich Fibrillen erscheinen[1]. Wenn nur noch die Ränder der Lamelle das Eisenhämatoxylin zurückgehalten haben, oder wenn man die Schmalseite oder den

---

[1] Max Schultze hat schon einen längsfibrillären Bau der proximalen Teile der Sehzellen beschrieben, der vielleicht auch durch die gefaltete oder gespaltene Lamelle vorgetäuscht worden ist.

Längsdurchschnitt einer Lamelle sieht, glaubt man bestimmt Fibrillen zu sehen; dabei haben sie oft auch einen geschlängelten Verlauf, weshalb man, ohne Zuhilfenahme der Querschnitte, entschieden zu der Ansicht kommen würde, daß es sich um Fibrillen handle. Bei niederen Sehzellen war meist stärkere Faltung der Lamelle zu beobachten als bei höheren. Den Eindruck von Fibrillen gewinnt man besonders auf dem Längsschnitt durch die Sehzellen von *Illex* (Fig. 47); dennoch beweisen auch hier genau quergeführte Querschnitte (Fig. 48), daß es sich um Lamellen handelt, die sich bei langsamem Senken des Tubus zum Teil durch die ganze Dicke des Schnitts abwärts verfolgen lassen.

In der Höhe des Kerns ist die Lamelle auf den Querschnitten nicht immer leicht nachzuweisen, da sie sich stark verdünnt und dem Kern hart anliegt (Fig. 32 *III*); entweder als ein schmaler Streifen, der den Kern etwa zur Hälfte umfaßt, oder als zwei voneinander getrennte ganz dünne Streifen. Verfolgt man nun den Übergang des proximalen Endes der Sehzelle in die Nervenfaser, so beobachtet man, daß die gelbgefärbte Lamelle sich verschmälert und schließlich zu einem zylindrischen Faden wird, welcher einfach in die sich ebenso gelb färbende Hauptmasse der Nervenfaser übergeht (siehe Fig. 27 im Längsschnitt und Fig. 33 die Nervenfasern in einem Querschnitt, der in der Höhe der Fig. 27 *IV* geführt ist). Die aus den Sehzellen entspringenden Nervenfasern treten bündelweise zusammen, wie dies die beiden Figuren zeigen. Auch die Nervenfasern zeigen einen ganz schmalen sich blau färbenden Hüllsaum; während ihre Hauptmasse aus derselben sich gelbfärbenden Substanz besteht wie die Lamelle der Sehzelle. Auf Grund der geschilderten Beobachtungen gelange ich zu dem Schluß, daß die Lamelle in der Sehzelle eine intracelluläre Fortsetzung der Nervenfaser darstellt, die ich als Nervenlamelle (*Nl*) bezeichnen will, um ihre nervöse Natur anzudeuten. Den Übergang der Nervenfaser in die Nervenlamelle konnte ich häufig beobachten; viel schwieriger ist es aber die Stelle scharf zu bezeichnen, wo die Sehzelle aufhört und die Nervenfaser beginnt. Indem nämlich der plasmatische Saum der Sehzelle proximal immer schmäler wird, nimmt das bindegewebige Netzwerk zwischen den Sehzellen an Ausdehnung zu und umfaßt als vollkommen bindegewebige Scheide auch die entspringenden Nervenfasern, so daß ich eigentlich in keinem Fall eine nackte Nervenfaser zu Gesicht bekam. Dieses bindegewebige Netzwerk (*bg*), (welches Hensen, der noch annahm, daß die Cephalopodenretina aus mehreren Schichten bestände, als »Balkennetz« bezeichnet hat), entspringt von Bindegewebszellen (*bz*), die etwas unterhalb der Nervenschicht liegen (Fig. 26, 27, 54); diese Zellen schicken ihre Fortsätze größtenteils nach der Retina hin, zwischen deren Elemente sie eindringen. Die Fortsätze sind eigentlich lamellös und bilden ein System von Lamellen, welches blasige Hohlräume umschließt, die durch zahlreiche Öffnungen miteinander in Verbindung stehen. In diesem Lamellenwerk sind verschiedene Züge ausgebildet, welche mehr faserartiger Natur zu sein scheinen, sich auch als Fasern zwischen die Sehzellen hinauf fortsetzen, oft bis zur Basalmembran, um in diese überzugehen. Diese Fasern sind in ihrem distalen Teil häufig geschlängelt und erinnern daher an Fibrillen. Oft glaubte ich, wenn eine solche Faser über oder unter der Sehzelle verlief, daß ich eine Neurofibrille gefunden hätte; genaueres Zusehen aber überzeugte mich jedesmal von dem Irrtum. Etwa in der Höhe der Sehzellkerne treten diese Bindegewebsfasern aus dem allgemeinen Netzwerk heraus; bis in diese Region sind die Sehzellen in das Bindegewebsnetzwerk eingebettet, indem die Lamellen sich an die Zellen anheften, so daß es scheint, als ob sie Fortsätze der Sehzellen darstellten. Lenhossék hat sie denn auch als basale Verzweigungen von Sehzellen beschrieben.

Ich habe nie gesehen, daß außer den Nervenfasern irgendwelche Fortsätze von den proximalen Enden der Sehzellen ausgehen, und bin der Ansicht, daß derartige Bilder nur durch das bindegewebige Lamellensystem, das sich an die Zellen so dicht anlegt, vorgetäuscht worden sind. Wir haben hier vielleicht ähnliche Verhältnisse und Schwierigkeiten bei der Unterscheidung der Elemente, wie man sie bei der Glia und den nervösen Elementen der Vertebraten häufig antrifft. Auch auf Querschnitten durch die Region der eben ausgetretenen Nervenfasern erkennt man, ebenso wie auf Längsschnitten, daß das Bindegewebe vollständige Scheiden um die Nervenfasern bildet, die mit dem übrigen Bindegewebe in ununterbrochenem Zusammenhang stehen. Auf Fig. 33 *IV* habe ich diese Verhältnisse bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Welche Stelle nun eigentlich als die Übergangsstelle der Nervenfaser in die Sehzelle zu bezeichnen ist, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Da es mir bei meinen Färbungsversuchen nicht gelang, die plasmatischen Bestandteile der Sehzelle von dem Bindegewebe in der Tinktion zu unterscheiden, beide sogar ineinander überzugehen scheinen, so kann ich nur vermuten, daß wir die Stelle als den Beginn der Nervenfaser zu bezeichnen haben, an welcher die Lamelle völlig runden Querschnitt angenommen hat und ihr Durchmesser gleichbleibend gering geworden ist; diese Stelle liegt bei verschiedenen Sehzellen verschieden hoch und bei den Sehzellen verschieden hoher Retinae liegt sie mehr oder weniger weit unterhalb des Kernes.

Die geschilderten Ergebnisse stimmen nicht ganz mit GRENACHERS Befunden überein, da dieser Forscher nicht festzustellen vermochte, daß die eigentliche Nervenfaser in die Sehzelle eindringt. Er hat aber die Nervenlamelle sehr genau in allen ihren wechselnden Querschnittsbildern beschrieben, deutet sie jedoch als eine mantelartige Umhüllung der Sehzellen, obgleich er öfters zu beobachten glaubte, daß sie auch innerhalb der Zelle vorhanden wäre. Diese Mäntel beschreibt er teils als gefaltete Röhren, teils als Stücke von solchen und vermutet, daß die verschiedenen Bilder durch Schrumpfung entstanden seien, da die Bildungen um den Kern viel einfacher gestaltet waren als in der Region zwischen diesem und der Basalmembran. GRENACHER hat also die Lamelle als solche vollständig richtig beschrieben; da er aber weder den proximalen Zusammenhang des sogenannten Mantels mit der Nervenfaser, noch den distalen mit dem unten zu besprechenden Sockelmantel festzustellen vermochte, so konnte er ihn nicht richtig deuten. LENHOSSÉK geht auf die inneren Verhältnisse der Sehzellen nicht genauer ein, konnte aber mit der GOLGI-Methode klar nachweisen, daß »alle Sehzellen an ihrem basalen Pol in Opticusfasern« übergehen (94, S. 648); diese Nervenfasern haben jedoch nach seiner Darstellung durchaus keinen übereinstimmenden Durchmesser, bald sind sie dick, bald dünn und mit kleinen eckigen Vorsprüngen besetzt, die wir uns jetzt, nachdem wir erfahren haben, daß die Nervenfaser mit einer Bindegewebsscheide umgeben ist, gut erklären können. Diese der Nervenfaser dicht anliegende Hülle hat sich offenbar gleichfalls mit Silber imprägniert und an den Stellen, wo sie mit dem übrigen Bindegewebe in Verbindung steht und etwas dicker ist, hatte sie auf dem GOLGI-Präparat ein breiteres Aussehen. Auf die gleiche Weise erklären sich auch die Bilder, die LENHOSSÉK von den proximalen Sehzellenenden erhielt und die ihn bestimmten, »zwei Typen aufzustellen, die allerdings vielfach durch Zwischenformen miteinander verbunden sind« (94, S. 649); trotzdem entschloß er sich zu bestimmten Bezeichnungen und unterschied einen »Riechzellentypus« und einen »*Lumbricus*-Typus«. Die Sehzellen nach dem »Riechzellentypus« sind »schmale spindelförmige Zellen«, deren Kern »in der Mitte der

Zellhöhe oder noch etwas weiter oben sitzt«; sie gehen proximal in eine Nervenfaser über, ohne seitliche Fortsätze zu bilden. Bei den Sehzellen vom »*Lumbricus*-Typus« sitzt der Kern tiefer, die Sehzelle ist basal immer breiter und endigt oft »mit einer fußartigen Abplattung«; das Charakteristische letzterer Sehzellen »ist die Gegenwart von feinen, varicösen, kurzen Fädchen, die von der Zelle an ihrer unteren Grenze, an den Seitenrändern ihrer basalen Abplattung, manchmal auch vom Anfang des Fortsatzes ausgehen« (S. 650). Ich zweifle nicht, daß sich diese beiden Zelltypen LENHOSSÉKS, die, wie er selbst sagt, zahlreiche Übergänge aufweisen, genau so erklären, wie das rauhe Aussehen der Nervenfasern, nämlich durch teilweise Imprägnation des die Fasern umgebenden Bindegewebes. Die GOLGI-Methode hat ja mehrfach solche Täuschungen zur Folge gehabt. Als Beispiel dafür, daß zwei verschiedenartige Elemente bei der GOLGI-Methode sich nicht voneinander unterscheiden ließen, will ich das rauhe Aussehen vieler Ganglienzellen der Wirbeltiere anführen; hierfür hat BETHE den Beweis erbracht, daß es sich um das der Ganglienzelle aufliegende sogenannte GOLGI-Netz handelt, welches man früher bei der »Mitinkrustierung« einfach nicht als besonderen Bestandteil zu unterscheiden vermochte[1]. Sehr unwahrscheinlich ist auch die eventuelle Bedeutung, welche LENHOSSÉK den basalen Fortsätzen der Sehzellen zuschreibt, wenn er sagt: »Ich fasse diese Fibrillen als etwas rudimentäre protoplasmatische Fortsätze oder Dendriten auf und möchte versuchsweise ihre Bestimmung darin erblicken, die etwa noch zwischen den Sehzellen diffundierenden Lichtstrahlen aufzufangen« (S. 650).

HESSE hat die basalen Partien der Sehzellen nicht näher beschrieben; aus seinem Schema aber, welches er von der Dibranchiatenretina gibt, erkennt man, daß er die LENHOSSÉKsche Auffassung der zwei Zelltypen angenommen zu haben scheint.

Ich gehe nun zur Beschreibung des distalen Verlaufs der Sehzellen über. Zuvor möchte ich noch auf die zahlreichen Capillaren (*bgf*) hinweisen, die in die Retina bis zur Basalmembran vordringen (Fig. 25, 26, 27, 44, 47) und unter ihr ein oft sehr dichtes anastomosierendes Netzwerk bilden, wie es GRENACHER und HESSE richtig dargestellt haben. An einigen Stellen liegen an den Capillaren Kerne, die zu ihnen gehören; die Capillaren sind erfüllt von vacuolärem Gerinnsel der geronnenen Blutflüssigkeit und von Blutkörperchen, die rundliche Gestalt haben und einen U-förmig gebogenen Kern enthalten (Fig. 27, 44 *bk*).

---

[1] A. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. S. 76, 77. Leipzig 1903.

In der Mitte zwischen ihren Kernen und der Basalmembran sind die Sehzellen am breitesten; hierauf verjüngen sie sich zusehends (Fig. 27) gegen die Basalmembran und bei ihrem Durchtritt durch letztere sind sie größtenteils sehr schmal. Hierauf verbreitern sie sich wieder und bilden die von Grenacher sogenannte »Sockelregion«, schnüren sich dann aber, bevor sie in die Stäbchen übergehen, nochmals ein, so daß der ganze Stäbchensockel[1] (*sts*) eine spindelförmige Gestalt besitzt (Fig. 25, 26, 27, 36 *a*). Diese Stäbchensockel sind in ihren zwei oberen Dritteln meist sehr stark pigmentiert, und zwar erkennt man auf feinen Schnitten, daß die Pigmentkügelchen in Reihen angeordnet sind, und daß sich diese Reihen zum Teil in die Stäbchenregion hinein verfolgen lassen (Fig. 26, 36 *a*). Den feineren Bau der Stäbchensockel kann man erst an entpigmentierten Schnitten erkennen; vor allen Dingen gelingt es erst dann, den Übergang der Nervenlamelle in die Pigmentregion festzustellen. Auf Fig. 25, einem Längsschnitt dieser Region von *Sepia*, sieht man die gelbe Nervenlamelle deutlich durch die Basalmembran hindurchtreten und sich hier etwas verbreitern. Hierauf scheint sie sich pinselartig zu zerfasern, wobei die einzelnen Haare des Pinsels in gleichen Abständen auszustrahlen scheinen. Ob diese Zerfaserung tatsächlich stattfindet, vermag ich nicht mit vollständiger Sicherheit zu behaupten; denn es ist wohl möglich, daß dies Bild nur vorgetäuscht wird durch den Teil des Sokels, welcher der Lamelle distal aufsitzt; dieser Teil besteht aus deutlich längsfibrillärem Plasma, dessen eigentliche Struktur als ein in die Länge gezogenes Wabenwerk auf dünnen Schnitten leicht zu beobachten ist. Stellt man sich nun vor, daß dieses Plasmawerk die Nervenlamelle noch etwas umhüllt, und daß sie durch das plasmatische Maschenwerk betrachtet wird, so könnte man ebenfalls den Eindruck erhalten, daß die Lamelle sich zerfasere. Gerade in der Zone, wo man das blaue Gitterwerk über der Lamelle sieht, tritt die Faserstruktur viel deutlicher hervor als distal davon, wo nur das Plasma vorhanden ist. Der untere Sockelteil scheint infolgedessen aus deutlichen Längsstreifen zu bestehen, und ich gebe hierfür am besten Grenachers Worte wieder, der die Verhältnisse für den Längsschnitt vollständig entsprechend beschreibt: »Die untere dünnere

---

[1] Obwohl ich mit Hesse der Ansicht bin, daß die Bezeichnung »Sockel« für diesen Teil nicht geeignet ist, werde ich diesen Ausdruck bei meiner Darstellung in Ermangelung einer andern Bezeichnung anwenden.

Hälfte des Sockels sieht aus, als wäre sie von einem aus feinsten Stäbchen gebildeten Gitterchen umschlossen« (S. 32). . . . . »Außerdem sah ich hier öfters bei sehr starken Vergrößerungen, besonders deutlich bei Anwendung schiefen Lichtes, die andre Hälfte des Sockels aufs zarteste längsgestreift; diese Streifung machte aber beim Wechseln der Fokaleinstellung durchaus den Eindruck einer lediglich auf die Oberfläche beschränkten« (S. 33). Grenacher beschränkt sich auf diese Darstellung seiner Befunde; eine Erklärung für die Bilder gibt er nicht und sucht sie auch nicht in Zusammenhang zu bringen. Die beschriebenen Verhältnisse gelten in erster Linie für *Sepia* und sind bei *Eledone* und *Illex* lange nicht so deutlich zu erkennen.

Wenn man die feinsten Strukturen verfolgen will, so reicht die kombinierte Färbung nicht mehr aus und es tritt die Eisenhämatoxylinmethode ergänzend ein. Diese hat mich denn auch zur Überzeugung geführt, daß die Nervenlamelle im untersten Teil der Pigmentzone des Stäbchensockels spitzer oder breiter ihr sichtbares Ende findet (Fig. 36 *a*). Der Vollständigkeit halber bemerke ich noch, daß ich bei *Eledone* nicht selten Vacuolen über der Lamellenendigung gefunden habe, vermutlich Kunstprodukte. Irgendwelche Fibrillen, die die Nervenlamelle distal fortsetzen, vermochte ich also nicht zu beobachten; doch ist es nicht ausgeschlossen, daß das fibrilläre Plasma auch die nervöse Fortsetzung der Nervenlamelle darstellt. Abgesehen von den geschilderten Verhältnissen vermochte ich weder in dieser Region, noch in der proximalen Sehzelle eine isoliert verlaufende Fibrille, die von Grenacher zuerst angegeben und nachher von Hesse als durch die ganze Sehzelle hinziehend beschrieben worden ist, festzustellen; auch Querschnitte, mit Eisenhämatoxylin und nach andern Methoden gefärbt, zeigten mir niemals etwas, was man als Fibrille hätte deuten können. Auf einem Querschnitt dicht oberhalb der Basalmembran durch die Retina von *Eledone* (Fig. 38) sieht man zwischen den Limitanskernen (n^l) die quergetroffenen Sehzellen (sz) und in ihrem Plasma nur die gefaltete Nervenlamelle (Nl). Von ihr sieht man nichts mehr auf einem entpigmentierten Schnitt durch die mittleren Stäbchensockel (Fig. 39), wo das fibrilläre Plasma quergetroffen ist und seine wabige Struktur besonders klar hervortritt. Namentlich die Randzone, die aus einer größeren Wabenreihe besteht, hebt sich als hellerer Alveolarsaum von dem dunkleren Mark gut ab. Von der Natur dieser Querschnitte habe ich mich auch noch an verschiedenen Mikrophotographien überzeugen können, indem Herr

Geheimrat BÜTSCHLI so liebenswürdig war, verschiedene meiner Präparate mit mir zusammen zu photographieren.

Wenn die Querschnitte der proximalen Sehzellenpartien ergaben, daß die von GRENACHER beschriebenen cuticularen Sehzellenmäntel den quergetroffenen Nervenlamellen entsprechen, so läßt ein Querschnitt durch die distalen Enden der Nervenlamelle die Bildungen begreifen, welche GRENACHER in den unteren Stäbchensockeln als Sockelmantel beschreibt (84, Taf. I, Fig. 3). Auf einem Schnitt durch diese Region von *Sepia* (Fig. 30 *I*) sieht man zwischen den Limitanskernen (n^l), umgeben von protoplasmatischen Ausläufern derselben, die zur Basalmembran gehören, Gruppen von Sehzellen (*sts*) im Querschnitt, in welchen zum Teil noch die gelbe Nervenlamelle (*Nl*) liegt, die meist einer Wand der Sehzelle genähert ist. Da die Nervenlamellen verschieden hoch in den Sehzellen enden, wie auf Längsschnitten ersichtlich ist, so sind dementsprechend die Lamellen nur in einigen Sehzellen noch zu sehen. Die kleinen hellen Bläschen, die sich außerdem in den Zellen vorfinden, rühren meiner Meinung nach von Pigmentkörnern her, welche durch den Entpigmentierungsprozeß entfernt worden sind; von der eigentlichen Struktur der Sehzellen ist auf diesen Schnitten nichts zu erkennen.

GRENACHERS Sockelmantel halte ich daher entschieden für die quergetroffene Nervenlamelle und muß annehmen, daß es ihm entgangen ist, daß der »Mantel« noch von einem Plasmasaum umgeben wird, daher nicht cuticularer Natur sein kann, wie er meint. Auch seine weiteren Angaben sprechen für die Identität des Mantels mit der Nervenlamelle: daß er nämlich sich nur im basalen Teil des Sockels meist nur einseitig findet und stark lichtbrechend ist. Der Fibrillenquerschnitt, den GRENACHER sehr regelmäßig als blauen Punkt in die Sehzellenquerschnitte eingezeichnet hat, vermochte ich trotz genauester und vielfacher Untersuchung nicht aufzufinden. — Aus dem Querschnitt, den HESSE durch die Basalmembran von *Sepia elegans* abbildet, kann man nicht erkennen, wie die Verhältnisse in den Sehzellen gemeint sind; denn die Abbildung gibt nicht objektiv wieder, was auf dem Präparat zu sehen war, sondern es ist nur das abgebildet, worauf es HESSE speziell ankam, die Fibrille[1]. Dabei ist Derjenige, der die Präparate nicht kennt, im wesentlichen auf die Darstellung im Text angewiesen; denn auf

---

[1] Schon APÁTHY hat die Abbildungen HESSES kritisiert, vgl. APÁTHY, Die drei verschiedenen Formen von Lichtzellen bei Hirudineen. Verh. d. V. intern. Zoologenkongresses 1901. S. 712.

Fig. 85, Taf. XXXI, von HESSES Arbeit sind auf den Sehzellquerschnitten nur die Fibrillen in der Zahl von 1—4 abgebildet, während von dem übrigen Zellinhalt nichts dargestellt ist. Infolgedessen vermag ich mir nicht zu erklären, welche substantielle Unterlage diesem Bild entspricht, denn nach HESSES eigner Darstellung soll nur eine Fibrille in jeder Sehzelle verlaufen. Den auf dem Längsschnitt dargestellten Fibrillenverlauf in der Sockelregion von *Scaeurgus* (Fig. 88, Taf. XXXII) glaube ich auf die hier befindliche Lamelle beziehen zu müssen, was ich jedoch nicht bestimmt behaupten kann, da mir Material dieser Species nicht zur Verfügung stand.

Ich will nun zunächst die Beschreibung der Region zwischen Stäbchen und Basalmembran bei *Illex* einschieben, welche bei dieser Form von dem allgemeinen Aufbau abweicht, indem hier, und zwar hauptsächlich an den zentralen Retinazellen, spindelförmige Anschwellungen zu beobachten sind, die den bisher bekannten Dibranchiaten fehlen (Fig. 44, 45 *sp*). Schon bei Betrachtung eines Längsschnittes der Retina (Fig. 54) bei schwacher Vergrößerung fällt auf, daß die Zone zwischen Stäbchen und Basalmembran besonders hoch ist, daß das Pigment nur den alleroberstem Teil dieser Region erfüllt und daß der Stäbchenteil wesentlich an Länge eingebüßt hat. Dicht unterhalb der Pigmentzone liegen die Limitanskerne (n^l) und die ganze unter ihr gelegene Partie bis zur Basalmembran scheint im wesentlichen aus spindelförmigen, blasigen Elementen zu bestehen. An die Untersuchung dieser Gebilde trat ich mit großer Skepsis heran, da ich zuerst bei *Illex* Stellen der Retina untersuchte, wo diese Gebilde nur selten waren (Fig. 45); daher lag der Gedanke nahe, daß die blasigen Erweiterungen nur Deformationen ihre Entstehung verdankten, die der Konservierung zuzuschreiben seien. Als ich aber in der Mitte der Retina Sehzellen fand, die in dieser Zwischenregion fast nur aus solchen blasigen Elementen bestanden (Fig. 44, 54), und wo diese Region zugleich höher war als in dem Retinateil mit meist einfachen Sehzellenstücken, sah ich mich doch veranlaßt, diese Verhältnisse genauer zu untersuchen, und kam zu dem Ergebnis, daß es sich hier wohl sicher um natürliche Verhältnisse handelt. Vor allem mußte ich annehmen, daß diese spindelförmigen Anschwellungen (*sp*), wie ich sie nennen will, in ihrem Innern irgend einen Inhaltskörper enthalten haben mußten, der bei der Konservierung geschwunden war, und den ich in den mit FLEMMINGscher Flüssigkeit konservierten Zellen als große und kleine tropfenartige Gebilde von dunkler Farbe, die in der

Stäbchenzone lagen, vermuten zu müssen glaube (Fig. 46 *b*). Bei Sublimat-Eisessig-Konservierung waren diese Gebilde in viel geringerer Zahl und nur noch in der distalsten Region der Stäbchen zu beobachten (Fig. 46 *a*), woraus ich folgere, daß die in den spindelförmigen Anschwellungen befindliche Substanz öliger oder fetthaltiger Natur gewesen sein muß und durch Osmiumsäure unlöslich gemacht wurde, während sie bei Sublimat-Eisessig-Konservierung und den darauffolgenden Prozeduren zum größten Teil entfernt worden ist.

Die meisten spindelförmigen Anschwellungen haben ein blasiges Aussehen und setzen sich nach oben und unten meist in feine Fasern fort, die sich nur selten länger verfolgen lassen. Weil die Körper ziemlich dicht aneinander gedrängt und seitlich gegeneinander verschoben sind, ist es meist unmöglich, eine Faser in ihrem Verlauf zu übersehen. Anfangs stand ich dieser Fülle von verschieden großen Bildungen ganz ratlos gegenüber, bis ich durch eingehenderes Studium zu einer bestimmten Auffassung über den Zusammenhang der Elemente gelangte. Der durchschnittliche Verlauf scheint der zu sein, daß die proximale Sehzelle (sz^{pr}) als schmales Gebilde durch die Basalmembran hindurchtritt, sich hier etwas verbreitert und höher oder tiefer über ihr sich in einen feinen Faden zuspitzt; dieser proximale Teil der Zelle ist daran kenntlich, daß er mit Plasma erfüllt ist (auf Fig. 44 grau). Der Faden geht in der Mitte der Zwischenregion in eine spindelförmige Anschwellung (*sp*) über, die verschieden groß sein kann, sich an ihrem distalen Ende abermals in eine Faser fortsetzt und in der Höhe der Limitanskerne oder noch über denselben sich wieder spindelförmig verbreitert (*sts*), hier aber mit Pigment erfüllt ist. Dieser Teil scheint dem eigentlichen Sockel der übrigen Retinae zu entsprechen. Dem Sockel sitzen die Stäbchen (*st*) auf, zwischen die dann das Pigment der Stäbchensockel noch ein Stück weit eintritt (vgl. Fig. 54). Was den Inhalt der einzelnen Teile angeht, so muß ich vor allen Dingen die Nervenlamelle (*Nl*) anführen, die sich bei *Illex* mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin sehr scharf darstellen ließ. Auf den Längsschnitten gewinnt man den Eindruck, daß es sich bei diesen Gebilden unmöglich um Fibrillen handeln kann (Fig. 44, 45 *Nl*); denn oft verlaufen deutlich zwei schwarze Streifen nebeneinander, die durch eine graue Fläche verbunden scheinen; die Streifen entsprechen den optischen Längsschnitten der gekrümmten Nervenlamelle, während die graue Fläche deren Flächenbild ist. Sehr überzeugend scheinen mir auch Querschnitte durch die spindelförmigen Körper, auf welchen sich die Nervenlamelle als ein aus ein, zwei oder drei Blättern bestehendes Gebilde darstellt (Fig. 49). Die Nervenlamelle (*Nl*) war in den spindelförmigen Erweiterungen und in der Basis der eigentlichen Sockel deutlich nachzuweisen, wo sie ähnlich wie bei den übrigen Dibranchiaten zu endigen scheint, dagegen vermochte ich sie in den fadenartigen Verbindungen niemals mit Bestimmtheit nachzuweisen. Außer der Nervenlamelle war nur noch ein unregelmäßiges Netzwerk in den spindelförmigen Anschwellungen aufzufinden. Der Verlauf der Sehzelle, wie ich ihn hier beschrieb, ist auf Fig. 54 rechts schematisiert wiedergegeben, wobei das Pigment der Übersichtlichkeit halber fortgelassen ist. Die Ausnahmen von dieser beschriebenen Durchschnittsform scheinen mir nun auf folgenden Abweichungen zu beruhen. Erstens: Das proximale Sehzellenende erweitert sich schon blasenartig und ist nur an seinem breiteren proximalen Fortsatz von den Anschwellungen zu unterscheiden; dabei kann es über (Fig. 45) oder unter (Fig. 47) die Basalmembran zu liegen kommen; in letzterem Fall liegt meistens die folgende spindelförmige Anschwellung sehr nahe an der Basalmembran. Zweitens hatte ich öfters den Eindruck, als ob sich der Sockelteil nochmals als Spindelkörper von dem Stäbchenteil absetze und erst kurz vor dem Übergang in die Stäbchen wieder anschwelle. — Hinsichtlich der Pigmentierung muß ich noch bemerken, daß das Pigment auch öfter auf die spindelförmigen Anschwellungen übergetreten war, wobei es sie manchmal ganz erfüllte (Fig. 44). Dieser Fall traf jedoch im allgemeinen nur für solche Anschwellungen zu, die nahe der Pigmentzone lagen; in Ausnahmefällen waren auch in der proximaleren Region Anschwellungen mit Pigment erfüllt. Nicht zu verwechseln damit sind Bindegewebszellen, die auch zum Teil Pigment enthielten und öfters in der Nähe der Basalmembran vorkommen (*bz* Fig. 44, 47). Außerdem mache ich auf zahlreiche Bildungen aufmerksam, wie sie in Fig. 44 dargestellt sind, auf die ich hier nicht näher eingehen will und die sich dadurch erklären, daß sie angeschnittene Elemente sind. — Ich kann die Darstellung dieser Verhältnisse nicht beschließen, ohne nochmals auf die Unvollständigkeit meiner Resultate hinzuweisen, so daß mancher Irrtum hier nicht ausgeschlossen ist; ich hoffe jedoch bald über diese Verhältnisse, welche in ihrer Abweichung einiges Interesse beanspruchen, am lebenden Material Aufschluß zu erhalten.

Hesse, der auch die Retina von *Illex* untersucht hat, erwähnt nichts von diesen Bildungen; auf seinen Längsschnitten durch diese

Region stellt er die Sehzellen als schmale Bänder dar, ähnlich wie zum Teil auf meiner Fig. 45; ferner liegen die Limitanskerne bei ihm ziemlich nahe an der Basalmembran, während sie auf meinen Präparaten — bis auf einige Ausnahmen, wo ich auch Kerne, die vermutlich Limitanskerne waren, an der Basalmembran festzustellen vermochte (Fig. 44) — bedeutend näher an den Stäbchen liegen.

Auf die Limitanszellen (*lz*) bin ich bisher noch nicht näher eingegangen, weil ich sie in ihrem Verlauf bis zur Limitans (*lm*) zusammen behandeln wollte. Ich kann mich sehr kurz fassen, da ich nur wenig Neues über sie vorzubringen vermag. Was die Limitanskerne bei *Illex* betrifft (Fig. 44, 45), so habe ich schon bemerkt, daß sie an dem proximalen Ende der Pigmentzone etwa in gleicher Höhe liegen. Es sind im wesentlichen ovale Kerne (n^l), die an der Oberfläche und in dem Zentrum chromatisch sind, sonst aber hell aussehen. Um den Kern findet sich nur wenig Protoplasma, welches man oft überhaupt nicht wahrzunehmen vermag, und dieses setzt sich proximal in eine, seltener zwei feine Fasern fort, die unter günstigen Umständen bis zur Basalmembran zu verfolgen sind. Distal entsendet die Zelle etwa fünf bis sechs feine Fasern (Fig. 45 *lf*), die sich auf entpigmentierten Schnitten bis zum Beginn der Stäbchen verfolgen lassen. Über ihren weiteren Verlauf kann ich nichts Bestimmtes sagen; ich darf aber wohl annehmen, daß sie sich zwischen den Stäbchen bis zur Limitans fortsetzen, wie die der übrigen Dibranchiaten, von welchen sich die Limitanszellen des *Illex* vielleicht nur dadurch unterscheiden, daß sie nicht direkt die Fortsetzung der an die Retina angrenzenden Epithelzellen bilden, wie GRENACHER im allgemeinen für die Dibranchiaten festgestellt hat, sondern etwas aus ihrer ursprünglichen Lage emporgerückt sind.

Bei den übrigen bekannten Dibranchiaten sitzen die Limitanszellen mit ihrem Kern meist der Basalmembran auf, oder derselbe erhebt sich nur ganz wenig über sie und hat dann auf dem Längsschnitt eher eine ovale Form, statt der proximal abgeplatteten (Fig. 25, 26). Die Querschnitte der Limitanskerne haben durchaus nicht immer die einfache Gestalt, wie man sie nach den Längsschnitten vermuten möchte, was vor allem für die gegen die Basalmembran abgeplatteten Kerne zutrifft, die auf dem Querschnitt meist verschiedeneckige Umrisse haben (Fig. 30 *I*), und einige bindegewebige Fortsätze aussenden. — Die Basalmembran ist bindegewebiger Natur und wird teils von den Limitanszellen, teils von den proximalen Bindegewebszellen gebildet, worauf HESSE schon aufmerksam machte. Die Limitansfasern (*lf*), welche distal verlaufen, scheinen unmittelbar an der Kernoberfläche zu entspringen und sind anfangs noch von Plasma, das auch einiges Pigment enthält, umgeben; bald hört jedoch diese plasmatische Hülle auf und die Fasern ziehen nun nach verschiedenen Richtungen als feine varicöse Fädchen, welche zwischen die Stäbchen eindringen, ohne daß man sie hier auf dem Längsschnitt als distinkte Bildungen verfolgen könnte. Auch auf den Querschnitten vermochte ich sie nur zwischen den proximalen Teilen der Stäbchen als dunkle Punkte zu erkennen (Fig. 40, 41 *lf*).

Etwas abweichend sind die Verhältnisse bei *Eledone*, wo man auf dem Längsschnitt durch die Sockelpartie seitlich von den Sehzellen bedeutend dickere Limitansfasern findet (Fig. 36 *a*), die sich aber erst kurz vor der Stäbchenzone in feinere Fasern zerspalten. Auf dem Querschnitt (Fig. 39) scheinen diese Fasern aus einem Conglomerat von mehreren zu bestehen, die zum Teil beinahe netzartig die Sehzellen umgeben und vielleicht in irgend einem Zusammenhang mit einer Grenzmembran stehen, die früher bestanden hat, wie sie HESSE bei *Scaeurgus tetracirrus* an der unteren Grenze der Stäbchen nachzuweisen vermochte (vgl. auch bei *Nautilus* Taf. XVII, Fig. 12).

In dem größten Teil der Stäbchenregion vermochte ich, ebensowenig wie GRENACHER, etwas von Limitansfasern aufzufinden, da die Stäbchen so dicht aneinander liegen, daß es ausgeschlossen ist, so feine Gebilde wie die Limitansfasern zwischen ihnen zu erkennen; ich bin aber mit ihm der Ansicht, daß die faserigen Elemente, die wir aus der distalsten Stäbchenzone heraustreten sehen (Fig. 34, 35 *lf*), und die hier, unter Bildung eines kleinen Faserkegels, in die Membrana limitans (*lm*) übergehen, als die Fortsetzungen der Limitansfasern anzusehen sind. LENHOSSÉK vertritt dagegen die Ansicht, daß die Limitanszellen scharf begrenzt unter der Stäbchenregion aufhören, ein flaschenförmiges Aussehen haben, und daß die zwischen den Stäbchen befindliche Substanz, ebenso wie die Limitans, als ein Sekret dieser Zellen aufzufassen sei. Die beschriebenen Fasern zwischen den Stäbchen seien gewissermaßen der coagulierte Ausguß der Zwischenräume zwischen letzteren. — Über die eigentliche Natur der Limitansfasern, d. h. ob sie protoplasmatisch oder cuticular sind, äußert sich GRENACHER sehr unbestimmt, wenn er sagt: »Sie sind lediglich Ausläufer von Zellen, welche in ihnen das Material zur Vergrößerung, resp. Verdickung der Limitansfasern produzieren« (S. 31), was man für beide Auffassungen auslegen kann.

Tatsächlich läßt sich auch nichts Bestimmtes darüber sagen; meine Auffassung ist: daß die eigentlichen Limitansfasern, als ein plasmatisches Differenzierungsprodukt der Limitanszellen anzusehen sind. Wahrscheinlich bestehen sie aus derselben Substanz, wie die Limitans; hierfür scheint mir nämlich zu sprechen, daß die Fasern in dem Plasma der Limitanszellen bis zum Kern zu verfolgen sind, woraus fast sicher hervorgehen dürfte, daß es sich nicht um einfache protoplasmatische Ausläufer der Limitanszellen handeln kann; außerdem können wir den direkten Übergang der Fasern in die Limitans beobachten und dürfen daher wohl annehmen, daß die Fasern die Bahnen darstellen, die das Material zur Verdickung der Limitans herbeiführen.

Das randliche Flächenwachstum der Limitans geschieht, wie Grenacher festgestellt hat, durch eine ringförmige Zone besonderer Epithelzellen, welche an die Peripherie der Retina direkt grenzen; während die nachträgliche Dickenzunahme auf Kosten der Limitanszellen vor sich geht. Von dieser verschiedenen Dicke der Limitans habe ich mich auch überzeugen können (Fig. 34, 35). Indem die distalen Enden der Sehzellen bei der Konservierung sich etwas von der Limitans zurückgezogen haben, vermag man auch deutlich den Übergang der Limitansfasern festzustellen. Entweder zerteilen sie sich in einen feinen Faserkegel (*Eledone* Fig. 35), oder sie gehen in ein allgemeines Netzwerk über, welches sich in die Limitans fortsetzt (*Sepia* Fig. 34, *Illex* Fig. 46 *a*).

Es bleibt noch übrig, die distale Region der Sehzellen mit ihren Stäbchenbildungen zu besprechen, wobei ich im wesentlichen auf bekannte Tatsachen zurückgreifen kann, die aber, wie mir scheint, bisher mit etwas vorgefaßter Meinung ausgelegt wurden. Infolgedessen wurden einige Verhältnisse als wertlos außer acht gelassen, die bei objektiver Wiedergabe der Verhältnisse Berücksichtigung verdienen. Grenacher vertrat die Ansicht, daß drei bis fünf Stäbchen sich zu einem Rhabdom zusammenschließen, und glaubte diese Auffassung nach Analogie mit den Verhältnissen der Arthropoden aufstellen zu dürfen, obwohl er sich bewußt war, daß die beiden Halbzylinder — die Stäbchen je einer Sehzelle — sich gleichzeitig an dem Aufbau zweier benachbarter Rhabdome beteiligten; dies war doch sehr schwierig mit der Annahme zu vereinigen, daß die in jeder Sehzelle verlaufende »Nervenfaser« die von den Rhabdomen aufgenommenen Reize zentralwärts leite. Hesse hat die Unmöglichkeit dieser Auffassung genügend dargetan, weshalb ich auf seine

Widerlegung verweisen möchte. Er deutet die Neurofibrille, welche er, durch die ganze Sehzelle hinziehend, nachzuweisen vermochte und an deren distalem Ende er ein Knöpfchen findet, als das »lichtrezipierende Element«. Lenhossék vermochte die Fibrille in dem distalen Teil der Sehzelle nicht aufzufinden und unterscheidet an der Zelle einen von den beiden »Halbzylindern« gebildeten Rindenteil von einem »axialen weicheren Teil« (S. 644), in welchem Pigmentkörnchenreihen von der Pigmentanhäufung am distalen Ende der Sehzelle bis zu dem stark pigmentierten Sockelteil verlaufen sollen. Meine Befunde veranlassen mich, einen zwischen der Auffassung von Hesse und von Lenhossék vermittelnden Standpunkt einzunehmen. Ich vermochte einerseits nachzuweisen, daß auch die Sehzellen in der Stäbchenregion von einem lockeren Plasmanetz, d. h. der Fortsetzung des Plasmas der Sockelteile, erfüllt sind, in dem stets einige fibrillenartige längsverlaufende Züge deutlicher hervortreten und die Grundlage für die Pigmentkörnchenreihen darstellen. Unter diesen Fibrillenzügen tritt bei *Eledone* (Fig. 35) meistens einer, seltener zwei etwas stärker hervor. Über die nervöse Natur dieser fibrillenartigen Bildungen kann ich nichts Bestimmtes aussagen, da ich sie nur in der Stäbchenregion festzustellen vermochte und niemals an ihrem distalen Ende ein Knöpfchen beobachtete.

Bei der Beschreibung der Sockelteile wurde schon erwähnt, daß sie einen wabig-fibrillären Bau haben und ihre Pigmentkörnchenreihen dementsprechend auch in Längsreihen angeordnet sind. Viele dieser scheinbaren Fasern konnte ich nun direkt in das innerhalb der beiden Stäbchen gelegene axiale Plasma der Sehzelle verfolgen, nur mit der Eigentümlichkeit, daß sie auf dem Längsschnitt beinahe wie einfache Fibrillen aussahen, die ganz frei in den Stäbchen zu liegen schienen (Fig. 25, 26, 36). Es beruht dieser Eindruck jedenfalls auf einer Erscheinung, auf die schon Bütschli[1] bei der Untersuchung der Struktur von Nervenfasern aufmerksam gemacht hat, indem bei der stärkeren Ausbildung der längsverlaufenden Faserzüge die feineren Querverbindungen viel weniger deutlich hervortreten. Von der Richtigkeit dieser Auslegung kann man sich auf den Querschnitten überzeugen, wo man erkennt, daß das den distalen Teil der Sehzellen erfüllende Plasma einen netzig-maschigen Bau zeigt, der sich ganz allmählich aus dem feinwabigen Bau hervorbildet, indem die Querverbindungen in der Längsrichtung immer seltener werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Wände des Wabenwerks bei diesem Umbildungsprozeß zum Teil durchbrochen werden und so ein netzig-fibrilläres Gerüst entsteht. Ein Blick auf die Fig. 28 und 39—43 läßt diesen Übergang auf den einzelnen Querschnitten deutlich erkennen, wobei der Übersichtlichkeit halber das Pigment, welches in den Längsfaserzügen, bzw. in den Knotenpunkten des Maschenwerkes liegt, weggelassen wurde. In dem proximalen Teil der Stäbchenregion ist das Plasmawerk am dichtesten, distal wird es immer lockerer, um sich im distalen Ende der Sehzellen wieder stärker zu verdichten, indem es die Unterlage für die Pigmentanhäufungen bildet, die hier bei vielen Formen vorhanden sind. Auf entpigmentierten Schnitten erkennt man deutlich, daß die faserigen Elemente ganz allmählich in diese dichtere Plasmaansammlung übergehen (Fig. 35 rechts), entsprechend den Pigmentkörnerreihen, die in verschiedener Zahl durch den distalen Sehzellenteil ziehen und distal in einer starken Pigmentanhäufung enden, dem Pigmentkolben. In der Nähe desselben liegen die Pigmentkörnerreihen am dichtesten, was aber bei den einzelnen Arten variiert, ebenso wie die Pigmentkolben selbst, die bei *Eledone* viel stärker ausgebildet sind, als bei *Sepia* (vgl. Fig. 35 und 34). An Stellen, denen der distale Pigmentkolben fehlt, ist am distalen Ende kaum eine stärkere Plasmaansammlung zu beobachten, wovon ich mich auf Schnitten durch den »hellen Streifen« der *Sepia*-Retina — der sich von der übrigen Retina dadurch unterscheidet, daß er keine innere Pigmentzone hat — überzeugen konnte: hier vermochte ich nie etwas wahrzunehmen, was als Endknöpfchen einer Nervenfibrille anzusehen wäre. Dagegen unterlag ich öfters einer Täuschung, die mir erst bei genauerem Zusehen klar wurde, indem die Limitansfasern, welche sich mit Eisenhämatoxylin sehr stark färben und dann, über oder unter der Sehzelle verlaufend, vollkommen das Aussehen von Fibrillen hatten, die scheinbar in der Zelle verliefen. Sie erschienen auch am Ende verdickt, wenn sie, was häufig der Fall war, so angeschnitten waren, daß sie gerade mit dem Beginn der kegeligen Endzerfaserung aufhörten.

---

[1] Siehe O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskop. Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. S. 94 ff. Ganglienzellen und Nervenfasern.

Bei *Illex* glaubte ich anfänglich die von HESSE hier als besonders groß geschilderten Endknöpfchen vor mir zu haben, als es mir gelang, runde kuglige Gebilde an den inneren Enden der Sehzellen deutlich nachzuweisen. Dabei fiel jedoch auf, daß diese

Gebilde nicht immer ganz gleich groß waren; ferner vermochte ich nie einen sicheren Zusammenhang mit einer proximal verlaufenden Fibrille nachzuweisen. Ich möchte nun nach meinen bisherigen Befunden die Existenz von Fibrillen mit Endknöpfchen bei *Illex* nicht durchaus in Abrede stellen, aber darauf hinweisen, daß es sehr wohl möglich ist, daß diese Endknöpfchen von kugeligen Gebilden vorgetäuscht worden sind, die, wie ich schon oben vermutungsweise äußerte, von einer in den spindelförmigen Anschwellungen der Sehzellen befindlichen Substanz herrühren, von deren Vorhandensein HESSE nichts bekannt war. Bei der Konservierung ist diese Substanz vermutlich in die Stäbchenteile eingedrungen, wobei das ganze in diesen befindliche Plasma samt den Fibrillen von den durchtretenden Tropfen verdrängt wurde; weshalb ich annehme, daß die verhältnismäßig dichte plasmatische Substanz, die ich am distalen Ende der Sehzellen vorfand, von dem ganzen zusammengeschobenen Plasma herrührt. Infolgedessen war auf den Querschnitten durch die Stäbchenregion von *Illex* nichts von plasmatischem Inhalte zu erkennen (Fig. 50 *a–c*), abgesehen von der obersten Stäbchenregion (Fig. 51), wo die Sehzelle von einem Plasmanetzwerk erfüllt wurde, das in der Mitte stark verdichtet war. Ich glaube jedoch nicht, daß es ein Knöpfchen im Querschnitt darstellt, da es noch eine schwach netzig-wabige Struktur erkennen läßt. Bei Sublimat-Eisessig-Konservierung waren nur in den distalen Enden kuglige Gebilde von etwa gleicher Größe wahrzunehmen (Fig. 46 *a* und 52), während bei FLEMMINGscher Konservierung die ganzen Stäbchen von größeren und kleineren tropfenartigen Gebilden erfüllt waren, die sich von den erst erwähnten Kugeln nicht unterscheiden ließen. Ich bemerke noch, um einer unrichtigen Deutung der Fig. 46 *b* vorzubeugen, daß die Kugeln, die hier an Enden von Fasern zu liegen scheinen, tatsächlich in den Faserkegeln liegen, den die Limitansfasern vor ihrem Übergang in die Limitans bilden. Dafür spricht auch der Querschnitt Fig. 53, der in dieser Höhe geführt ist und die Limitans in der Fläche zeigt; unter ihr sieht man die Faserkegel und in diesen die Kugeln, während die zwischen diesen Gebilden liegenden leeren Felder den etwas zurückgezogenen Sehzellen entsprechen[1].

---

[1] Wie ich vermuten möchte, sind die »grobkörnigen Massen« (00, S. 382), ebenso wie der proximale axiale Strang (00, S. 384), die HESSE in den Sehzellen von *Arca Noae* beschrieben hat, auf eine durch die Konservierung hervorgerufene Veränderung des von CARRIÈRE beschriebenen »kegelförmigen Binnen-

Schließlich komme ich noch auf die Stäbchen selbst zu sprechen, die von GRENACHER und zum Teil auch schon von früheren Untersuchern recht ausführlich und richtig beschrieben worden sind. Namentlich bei *Illex* zeigt die Stäbchenschicht durchschnittlich eine überaus regelmäßige Anordnung der einzelnen Elemente, deren drei hauptsächlichste Konfigurationen Fig. 50*a—c* im Querschnitt darstellen; dazu bemerke ich, daß namentlich die Übergangszone der einen Anordnung in die andre oft recht unregelmäßige Bilder liefert, und daß in der distalen Region die Regelmäßigkeit überhaupt verloren geht, während sie in der proximalen am häufigsten auftritt. Einen Grund für die Unterschiede in der Anordnung der Stäbchen in verschieden hohen Regionen der distalen Retinapartie vermag ich nicht anzugeben; ich vermute, daß sich die regelmäßige Anordnung der Stäbchen aus rein mechanischen Gründen erklärt, indem bei dieser Gruppierung der vorhandene Raum möglichst gut ausgenutzt wurde, und jede Zelle sich dadurch möglichst weit ausdehnen konnte. Allerdings trifft dieser Fall nicht für alle Zellen zu, denn häufig findet man in ein Viereck, welches von vier Halbzylindern vier verschiedener Sehzellen gebildet wird, eine andre Sehzelle mit zwei bedeutend kleineren Halbzylindern eingepfercht (*Sepia* Fig. 28, *Eledone* Fig. 42, *Illex* Fig. 50 *b*). In den meisten von diesen Fällen sind die Stäbchen so dicht aneinander gepreßt, daß es ausgeschlossen ist, die Grenzen zwischen zwei benachbarten Stäbchen zu erkennen. Dieser Fall ist recht verbreitet und bereitet der Deutung vielfach große Schwierigkeiten. Er hat wohl vor allem GRENACHER veranlaßt, diese Bildungen als Rhabdome aufzufassen. Ich habe es vorgezogen, nur solche Stellen aus der Stäbchenregion abzubilden, wo ich immer noch mit einiger Sicherheit die Zugehörigkeit zweier Stäbchen zu einer Sehzelle nachzuweisen vermochte, was bei *Sepia* und *Eledone* häufig vollkommen ausgeschlossen ist. Überhaupt gehört in den Stäbchenregionen dieser Retinae die regelmäßige Anordnung zu den Seltenheiten, und häufig ist es ganz unmöglich, sich in dem unglaublichen Gewirr zurecht zu finden.

---

körpers« (89, S. 383), der den ganzen proximalen Teil der Sehzellen erfüllen soll, zurückzuführen. Dafür scheinen mir die sehr verschiedenen Bilder, die HESSE von diesen Teilen gibt, ebenso wie die Angaben CARRIÈRES zu sprechen, der die Körnerbildung der Einwirkung gewisser Konservierungsflüssigkeiten zuschreibt, was HESSE entgangen zu sein scheint. Da mir eigne Erfahrungen an diesem Objekt abgehen, will ich mich hier nur auf diese Vermutungen beschränken.

Der Übergang der Sockelpartie der Sehzellen in die Stäbchenregion findet nicht so plötzlich statt, wie man bisher angenommen hat, vielmehr konnte ich beobachten, daß die halbzylindrischen Stäbchen ganz allmählich in die Membran der Sockel übergehen (Fig. 25). Die Stäbchen erscheinen demnach als zwei gegenüberliegende halbzylindrische Verdickungsstreifen des distalen Teils der Sehzelle. Auf den Querschnitten durch die Stäbchenregion der Sehzellen beobachtet man daher auch stets, daß die Querschnitte der beiden zusammengehörigen Stäbchen durch eine feine Membran verbunden sind (Fig. 41, 42). In der mittleren und oberen Region der Stäbchen ist diese Verbindungsmembran jedoch wegen ihrer Dünne und der dichten Zusammenlagerung der Sehzellen in der Regel sehr schwer zu beobachten, bei genauem Studium aber sicher nachweisbar. In der proximalsten Partie der Stäbchenregion der Sehzellen bemerkt man auf dem Querschnitt, daß die Membran schon etwas dicker geworden ist als die der Sockel (Fig. 40 links); die Stäbchen sind hier nur als sehr schwache Verdickungen der Membran angedeutet und diese Verdickungen stehen sich noch nicht so regelmäßig gegenüber als in den höheren Partien der Sehzellen.

Wie ich nachzuweisen versuchte, geben die bisherigen Untersuchungen und die bisher angewandten Färbungsmethoden kein Recht zur Annahme einer Neurofibrille, welche die Sehzelle ihrer ganzen Länge nach durchzieht. Noch weniger hat sich ein Beweis dafür erbringen lassen, daß eine derartige Fibrille mit einem Knöpfchen distal endige. Die zahlreichen faserigen Elemente, die als Bestandteile eines den ganzen Stäbchenteil der Sehzelle erfüllenden Plasmanetzes anzusehen sind, sind als Substrat des Pigments zu betrachten, indem sie die Bahnen vorstellen, in welchen das Pigment wandert. GRENACHER hat in seiner Erwiderung auf LENHOSSÉKS Arbeit auch schon an diese Umdeutung der Fibrille gedacht, wenn er sagt: »Da in der Zeit, als ich meine Untersuchungen anstellte, noch so gut wie nichts über die Pigmentbewegungen im Cephalopodenauge bekannt war, konnte ich nicht gut jene Fasern damit in Beziehung bringen. Jetzt aber möchte ich auf diese, wenn auch entfernte Möglichkeit hinweisen« (95, S. 281). Als eigentliches nervöses Element vermochte ich nur die Nervenlamelle festzustellen, die in den basalen Teil der Sehzelle eindringt und sie bis in den proximalen Teil des Stäbchensockels durchzieht, wo sie in einer starken Pigmentanhäufung endigt. Diese

Erscheinung, daß eine ganze Nervenfaser oder doch ihre Hauptmasse als gut unterscheidbares Gebilde in die Sehzelle eindringt, wird ziemlich vereinzelt dastehen. Bei *Nautilus* konnte ich die Nervenfaser auf eine kurze Strecke in der Sehzelle verlaufen sehen; eine entsprechende Beobachtung machte auch Redikorzew, der in den Sehzellen von *Calopteryx splendens* das Eindringen einer wohl unterscheidbaren Nervenfaser beschrieben hat (00, Taf. XXXIX, Fig. 18, 19). Ob sonst noch entsprechende Verhältnisse bei Sehzellen beobachtet sind, ist mir nicht bekannt; denn die vielen Fälle, die wir von Arthropoden kennen, wo allmählich die Nervenfaser in die Sehzelle übergeht, lassen sich nicht hierfür anführen. Diese außergewöhnlichen Bildungen werden sich aber in die bisher bekannten Tatsachen besser einreihen lassen, wenn man annimmt, daß die ganze Nervenfaser eigentlich nur eine Fibrille mit einer ganz feinen Hülle darstellt, und es sind ja auch schon derartige Fasern beschrieben worden. Anderseits erklärt sich für die Dibranchiaten vielleicht die Nervenfaser in der Zelle in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht derart, daß die Sehzelle die Nervenfaser umwachsen hat; denn, wie wir durch Hesse wissen, befinden sich die Sehzellen ursprünglich über der Basalmembran und wandern erst während der Entwicklung durch sie hindurch, wobei sie das unterliegende Bindegewebe verdrängen. Wenn nun die Zellen schon vor ihrer Wanderung mit Nervenfasern zusammenhängen, was aber noch nicht beobachtet ist, so kann man sich vorstellen, daß die Zelle die Faser entlang wächst, und diese dadurch in erstere zu liegen kommt. Dafür scheinen mir auch die Vergleiche verschieden dicker Retinae und verschieden alter Augen derselben Species zu sprechen; dabei stellte sich heraus, daß die Sockelregion stets gleich hoch ist, während die Stäbchen bedeutend und die proximale Sehzellenregion etwas mit der Größe des Auges an Höhe zugenommen hatten, und daß sich damit die Dickendifferenzen erklärten.

Eine dritte Erklärung wäre die, auf welche ich schon am Schluß des die *Nautilus*-Retina behandelnden Teils hingewiesen habe; daß nämlich die Nervenfaser in die Sehzelle erst sekundär, als periphere Faser einer in dem Ganglion opticum liegenden Zelle, eingewandert wäre; was allerdings sowohl den bisherigen Erfahrungen über Sehzellen im allgemeinen, als auch den Verhältnissen in dem Ganglion opticum, welches bisher freilich nur mit der Golgi-Methode untersucht worden ist, widersprechen würde. Haben wir viertens aber die Sehzelle der Dibranchiaten als primäre Sinneszelle aufzufassen, so ist die Nervenfaser als ein Differenzierungsprodukt in der Sehzelle zu betrachten.

Die Art der Lichtreception muß, bei tatsächlichem Fehlen der Neurofibrille im Stäbchenteil, eine etwas andre sein, als bisher angenommen worden ist; nimmt man an, daß die Endigung der Nervenlamelle im Stäbchensockel das eigentliche Receptionsorgan darstelle, so ergibt sich die Schwierigkeit, daß die vorgelagerten Pigmentmassen und ihre Wanderung sich nur sehr schwer damit in Zusammenhang bringen lassen. Nun ist aber über die tatsächliche physiologische Bedeutung des Pigments, die zweifellos eine sehr verschiedene sein kann, bisher noch kaum etwas Näheres bekannt; es ist daher nicht von vornherein auszuschließen, daß gerade die großen Pigmentanhäufungen durch starke Lichtabsorption an dem Photoreceptionsprozeß beteiligt sind und daß die Nervenendigungen in dem Sockel die Receptionsorgane darstellen.

Ich will derartige Erörterungen nicht weiter ausspinnen, da sie nur ganz hypothetischer Natur sein können, und möchte zum Schluß noch einen Vergleich der Dibranchiaten-Retina mit der des *Nautilus* und mit der Wirbeltierretina anstellen. Die Übereinstimmung im Aufbau der Dibranchiaten- und Tetrabranchiatenretina ist gering. Zu erwähnen ist eigentlich nur, daß sich in beiden Retinae Sehzellen und indifferente Zellen finden; letztere habe ich, nach Analogie mit den entsprechenden Zellen der Dibranchiaten, auch bei *Nautilus* als Limitanszellen bezeichnet. Von Bedeutung erscheint noch der Punkt, daß bei *Nautilus* alle Elemente der Basalmembran aufsitzen und die Nervenfasern durch dieselbe eintreten, während bei Dibranchiaten die Kernteile der Sehzellen unter die Basalmembran gewandert sind. Damit erklärt sich aber auch die Frage, warum sich in der *Nautilus*-Retina keine Gefäße finden, während diese doch in der Dibranchiatenretina so zahlreich auftreten. Der Grund beruht auf dem Durchwandern der Sehzellen bei Dibranchiaten, weshalb die Capillaren, die vorher unter der Retina lagen, nun zwischen die proximalen Teile der Sehzellen zu liegen kommen. Tatsächlich sind die Gefäße in beiden Fällen gleich weit vorgedrungen, nämlich bis zur Basalmembran. Dieser sitzen bei *Nautilus* alle Zellen der Retina auf. Stellen wir uns die Basalmembran der *Nautilus*-Retina distal verschoben vor, etwa bis dicht unter die Limitanskerne, so daß die Sehzellen dann mit ihren Kernteilen unter der Basalmembran liegen, so könnten wir die Retina nun ebenso wie die der Dibranchiaten in drei Zonen einteilen.

Lenhossék hat bekanntlich eine genaue Vergleichung der Dibranchiatenretina nebst dem zu ihr gehörigen Ganglion opticum mit den Schichten der Vertebratenretina vorgenommen und dabei eine wesentliche Übereinstimmung in der Zusammensetzung beider feststellen können. Ob sich der Vergleich in allen Punkten aufrecht erhalten läßt, will ich hier nicht untersuchen. Lenhossék wies nach, daß die Dibranchiatenretina nicht wie früher angenommen wurde, der ganzen Retina der Wirbeltiere entspreche, sondern speziell nur der Neuroepithelschicht derselben, und zwar hält er die »Sehzellen der Cephalopoden für Analoga der Zapfenzellen der Vertebraten« (96, S. 96). Er glaubt diesen Schluß ziehen zu dürfen wegen der ziemlich großen Übereinstimmung der zentripetalen Endigungen dieser beiden Zellenformen; beide endigen mit kegelförmigen Anschwellungen, die sich in feine Fasern auflösen. Weiter vergleicht er den spindelförmigen Stäbchensockel mit dem Innenglied der Zapfen; von einem Außenglied spricht er nicht. Mir scheint auch eine Analogisierung von Außen- und Innenglied der Zapfenzelle mit Stäbchen und Stäbchensockel der Dibranchiatensehzelle ganz plausibel. Die ganze Übereinstimmung wird natürlicherweise außerordentlich dadurch verwischt, daß sich bei den Dibranchiaten kein besonderes Pigmentepithel findet, sondern, daß das Pigment hier in die Sehzellen zu liegen kommt und Stäbchen und Sockel innerlich erfüllt, statt sie äußerlich zu umgeben. Diesen Vergleich zwischen den Sehzellen der beiden Retinae kann man nun noch etwas weiterführen; die Stäbchen der Dibranchiaten und die Außenglieder haben beide eine Plättchenstruktur[1]; die Stäbchensockel und die Innenglieder können beide Inhaltskörper enthalten (wie ich glaube, kann ich für diesen Vergleich die spindelförmigen Anschwellungen bei *Illex* zu den Stäbchensockeln rechnen), und Stäbchen und Stäbchensockel sind ebenso wie die Zapfen von dem Kernteil der Sehzellen durch eine Membran abgegrenzt. Die Limitanszellen und die Limitans würden für die Dibranchiaten als accessorisches Element hinzukommen, welches sich bei dem vertierten Aufbau des Auges als nötig erwies.

Diese konvergente Ausbildung der Retina der dibranchiaten Cephalopoden und der Neuroepithelschicht der Vertebraten, bei

---

[1] In einigen Fällen vermochte ich mich von der Plättchenstruktur der Stäbchen der Dibranchiaten zu überzeugen, die zuerst von Max Schultze beschrieben worden ist. Bei der Untersuchung der Stäbchen in Wasser und in Kanadabalsam konnte ich beobachten, daß diese Plättchen einen feinwabigen Bau haben.

Ausschluß jeglicher phylogenetischer Spekulationen, scheint mir ein Beweis dafür zu sein, daß es in der Natur eine beschränkte Zahl von Möglichkeiten der Ausgestaltung gibt, in welchen eine hochdifferenzierte Retina ihren Ausdruck finden kann.

Heidelberg, im Juli 1904.

Literaturverzeichnis.

97. St. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. S. 495—748.

66. A. Babuchin, Vergleichend-histologische Studien. I. Über den Bau der Cephalopodenretina. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V. S. 127—140.

01. Th. Beer, Über primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 1901. Nr. 11, 12 u. 13.

85. O. Bütschli, Nachschrift zu der Arbeit von Hilger. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. S. 372—375.

85. J. Carrière, Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885.

89. —— Über Molluskenaugen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. S. 378—402.

92. E. Göppert, Untersuchungen über die Sehorgane der Salpen. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. S. 250—294.

75. R. Greeff, Untersuchungen über die Alciopiden. Nov. Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. XXXIX. S. 35—130.

00. R. Greeff, Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. Graefe-Saemisch. Handb. der ges. Augenheilkunde. I. Teil. Bd. I. V. Kap.

74. H. Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Diese Zeitschrift. Bd. XXIV. S. 419—498.

84. —— Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVI. S. 1—50.

95. —— Über die Retina der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XVIII.

95. B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. R. Semons Zoologische Forschungsreisen in Australien. Bd. V. S. 189—204.

65. V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XV. S. 155—242.

96. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. S. 393—419.

99. —— Desgl. V. Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda. Bd. LXV. S. 446—516.

00. —— Desgl. VI. Die Augen einiger Mollusken. Ebenda. Bd. LXVIII. S. 379 bis 477.

02. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Weitere Tatsachen, Allgemeines. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. S. 565—656.
04. —— Über den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Suppl. VII. S. 471—518.
85. C. Hilger, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morphol. Jahrb. Bd. X. S. 351—371.
77. H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
62—66. W. Keferstein, Malacozoa cephalophora. In: H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. III. 2. Teil.
94. M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. S. 636—660.
96. —— Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. S. 45—120.
32. R. Owen, Memoir on the pearly Nautilus etc. London 1832. Mit 8 Tafeln (Publ. by the R. Coll. of Surgeons.)
91. B. Rawitz, Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. für Anat. u. Physiol. Physiolog. Abt. Jahrg. 1891. S. 367—372.
00. Wl. Redikorzew, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. S. 581—625.
69. M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. S. 1—25.
41. M. A. Valenciennes, Nouvelles Recherches sur le Nautile flambé (Nautilus pompilius Lam.). Arch. d. Muséum d'histoire naturelle. Tom. II. p. 257—314.
04. E. Zugmayer, Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus Cardium. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. S. 478—508.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

bg, Bindegewebe;
bgf, Blutgefäß;
bk, Blutkörper;
bm, Basalmembran;
bz, Bindegewebszelle;
gm, Grenzmembran (*Nautilus*);
lf, Limitansfaser;
lfk, Limitansfaserkegel;
lm, Limitans;
lz, Limitanszelle;
n^b, Kern der Bindegewebszelle;
n^{bf}, Kern der Blutgefäße;
nf, Nervenfibrille;
n^l, Kern der Limitanszelle;
Nl, Nervenlamelle in der Sehzelle (Dibranchiaten);
n^s, Kern der Sehzelle;
nv, Nervenfaser;
phs, Phaosom (gestreifter Körper in den Sehzellen von *Nautilus*);
sp, spindelförmige Anschwellungen der Sehzellen von *Illex*;
sts, Stäbchensockel der Sehzelle;
st, Stäbchen;
st^d, distaler Stäbchenteil;
st^{pr}, proximaler Stäbchenteil;

sz, Sehzelle; *a*, Mantel, *i*, Röhrchen; sz^{pr}, proximaler Teil der Sehzelle;
sz^{d}, distaler Teil der Sehzelle; sz^{p}, faseriges Protoplasma d. Sehzellen;
zs, Zwischensubstanz.

Die Figuren sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen und einem Zeissschen Mikroskop ausgeführt worden.

Tafel XVII.

Fig. 1—24. Retina von *Nautilus pompilius*[1].

Fig. 1. Schema der Retina im Längsschnitt unter Beibehaltung der natürlichen Größenverhältnisse. Es sind vier Sehzellen (*sz*) und sechs Limitanszellen (*lz*) dargestellt, die alle der Basalmembran (*bm*) aufsitzen. Die breiteren Sehzellen sind an ihrem distalen Ende unvollständig. Die Limitanszellen verlaufen distal als Fasern (*lf*), die sich in Faserkegel spalten (*lfk*) und in die Limitans (*lm*) übergehen. Von den zwei Schichten von Kernen gehören die tiefer gelegenen eiförmigen (n^{s}) zu den Sehzellen, die höheren schmalen spindelförmigen (n^{l}) zu den Limitanszellen. Über oder unter den Sehzellkernen liegen die Phaosome (*phs*), als hellere eiförmige Gebilde. In den proximalen Sehzellenteil (sz^{pr}) tritt die Nervenfaser (*nv*) ein. Oberhalb des Sehzellenkerns, bzw. des Phaosoms (*phs*), beginnt in der Sehzelle das Röhrchen (*i*) und verläuft von hier durch den ganzen distalen Sehzellenteil (sz^{d}); das zu beiden Seiten des Röhrchens liegende Plasma (*a*) der Sehzelle bildet einen Mantel um das Röhrchen. Die Sehzellen liegen in einer Zwischensubstanz (*zs*). Die Grenzmembran (*gm*) trennt die distale Retinaregion von der proximalen pigmentierten. In letzterer sind die Sehzellen (sz^{pr}) nur auf eine kurze Strecke pigmentiert, während die Limitanszellen (lz^{pr}), in ihrem ganzen proximalen Verlauf Pigment enthalten. Eine Bindegewebszelle (*bz*) liegt oberhalb, eine unterhalb der Basalmembran. Die römischen Zahlen beziehen sich auf die Schnitthöhen der Querschnitte Fig. 9—18. Vergr. etwa 350.

Fig. 2*. Längsschnitt durch die basale Region der Retina. Über der Basalmembran (*bm*) verlaufen zahlreiche Nervenfasern (*nv*). In den Sehzellen (sz^{pr}) liegen die zugehörigen Kerne (n^{s}), über einem derselben ein zerfallenes Phaosom (*phs*). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 3*. Längsschnitt durch die basale Region der Retina. Die Basalmembran (*bm*) zeigt eine Unterbrechung, durch welche Nervenfasern (*nv*) zu den Sehzellen (sz^{pr}) herantreten. *phs*, Rest eines Phaosoms. Die beiden dicht übereinander liegenden Kerne gehören verschiedenen Sehzellen an. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 4*. Längsschnitt durch die basale Region der Retina. Eine horizontal liegende Sehzelle, über der sich mehrere andre zusammenschließen. Auf der linken Seite tritt eine Nervenfaser in eine Sehzelle (sz^{pr}) ein. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 5*a*—*d*. Verschiedene im Klopfpräparat isolierte Teile von Limitanszellen. *c* und *d* sind entpigmentiert. Die Limitansfasern (*lf*) sind um den Kern (n^{l}) in zwei bis drei feinere Fasern zerspalten (*c*, *d*). In *d* ist der Kern aus der zerspaltenen Faser künstlich herausgedrückt. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 6. Längsschnitt durch die basale Partie zweier Sehzellen; unter den

---

[1] Die Figuren, die der Retina des kleineren *Nautilus* entnommen sind, sind in der Tafelerklärung mit einem * versehen.

Kernen (n^s) liegen Phaosome (*phs*) als gestreifte Körper. Zwei weitere Phaosome liegen unterhalb der Basalmembran (*bm*) im Verlauf von Nervenfasern. Wässeriges Hämatoxylin, chromsaures Kali. Vergr. 750.

Fig. 7. Einige ausgewählte Sehzellen mit Phaosomen (*phs*), die verschiedene Streifung erkennen lassen. Die hellen Flecke in den Sehzellen sind Vacuolen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 8*. Einige ausgewählte proximale Teile von Sehzellen mit Nervenfasereintritt (*nv*). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 9 (*I*)*. Querschnitt durch die Region der Nervenfasern direkt an der Basalmembran. Zwischen den Nervenfasern (*nv*) liegen die Querschnitte der basalen Limitansfaserkegel (*lf*) als Gruppen schwarzer Punkte; die Querschnitte der Sehzellen (sz^{pr}) erscheinen als sternförmige graue Flächen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 10 (*II*). Entpigmentierter Querschnitt durch die Region der Sehzellenkerne (n^s); außer diesen sind auch Sehzellen in der Höhe der Phaosome (*phs*) getroffen. Zwischen den Sehzellen liegen Limitansfasern (*lf*) mit zugehörigem Plasma. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 11 (*III*). Entpigmentierter Querschnitt durch die Region der Limitanskerne (n^l). In den Sehzellen sind Röhrchenquerschnitte zum Teil mit Nervenfibrillen (*nf*) zu erkennen. Die wenigen Limitansfasern (*lf*) gehören zu Limitanszellen, deren Kerne höher oder tiefer liegen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 12 (*IV*)*. Entpigmentierter Querschnitt durch die oberste Pigmentregion. In den axialen Röhrchen (*i*) liegt eine Nervenfibrille (*nf*); an der Wand der Röhrchen liegen mehr oder weniger schwarze Punkte, die peripheren Ansatzstellen von radiären Plasmamaschen. Die Limitansfasern (*lf*) sind verdickt und mit feinen Fortsätzen versehen, die vermutlich in Beziehung zur Grenzmembran stehen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 13 (*V*). Querschnitt durch die unmittelbar über der Pigmentzone gelegene Region. Jede Sehzelle ist von einem hellen Hof umgeben (eine Art Alveolarsaum) in jeder Sehzelle liegen eine bis vier Nervenfibrillen (*nf*). Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 14 (*VI*)*. Querschnitt durch den basalen Teil der distalen Region der Sehzellen. Die Sehzellen bestehen aus einem wabigen äußeren Mantel (*a*) und einem axialen Röhrchen (*i*), das die Nervenfibrille (*nf*) enthält. Die Limitansfasern (*lf*) sind zum Teil miteinander verschmolzen oder liegen an Vacuolen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 15 (*VII*)*. Querschnitt durch die mittlere distale Sehzellenregion. Sehzellen wie in Fig. 14. Der Zusammentritt der Limitansfasern zu Gruppen ist weiter fortgeschritten. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 15*a**. Einige ausgewählte Querschnitte von Sehzellen aus der Region der Fig. 15. Der Mantel (*a*) besteht aus einer Wabenlage; in dem axialen Röhrchen (*i*) befinden sich ein bis drei nervöse Fibrillen (*nf*), die durch radiale Fäserchen peripher befestigt sind. Diese Fäserchen sind die Wände von radiär angeordneten Plasmawaben. Zwischensubstanz (*zs*). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergrößerung 1500.

Fig. 16 (*VIII*)*. Querschnitt durch die distalste Region der Sehzellen, die hier verschieden großen Durchmesser haben. An Zelle *x* ist weder Mantel noch Röhrchen, sondern nur die Fibrille zu unterscheiden. Die Limitansfasern (*lf*) sind zu unregelmäßigen Bündeln, meist an Vacuolen zusammengetreten. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 17 (*IX*)*. Querschnitt durch die Basis der Limitansfaserkegel. Sehzellen sind nicht mehr nachweisbar. Die schwarzen durchlöcherten Platten (*lf*) sind durch Verschmelzung von Limitansfasern entstanden zu denken, die sich in Faserkegel zerspalten. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 18 (*X*)*. Querschnitt durch die Limitans (*lm*) mit wabig globulitischer Struktur; in ihr liegen unregelmäßig zerstreute rundliche Körper von unbekannter Herkunft und Bedeutung (*y*). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. G. 1000.

Fig. 19. Längsschnitt durch die distalste Region der Retina. Die Limitansfasern (*lf*) lösen sich in Faserkegel (*lfk*) auf, die in die Limitans (*lm*) übergehen. *hk*, halbkugelige homogene Körper (nicht dieselben wie in Fig. 18). Hämatoxylin, chromsaures Kali. Vergr. 750.

Fig. 20. Übergang einer Limitansfaser in den Faserkegel und die Limitans im Längsschnitt. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1500.

Fig. 21. Mittlere Partie der distalen Sehzellenregion im Längsschnitt mit lamellös geschichteter Zwischensubstanz (*zs*). Die Sehzellen (sz^d) sind an ihrem geraden Verlauf kenntlich; in ihnen verläuft eine Nervenfibrille (*nf*). Die geschlängelten Limitansfasern (*lf*) haben einfache oder doppelte Konturen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 22. Die gleiche Region wie Fig. 21 im Querschnitt. Die lamellöse Zwischensubstanz erscheint fast homogen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergrößerung 1000.

Fig. 23*. Längsschnitt durch die Übergangszone der proximalen Region der Retina in die distale. Die rechte Seite ist nach einem entpigmentierten Präparat gezeichnet. Die Sehzellen sind in der Höhe der Grenzmembran (*gm*) etwas eingeschnürt. In ihnen verläuft in schwachen Schlängelungen das axiale Röhrchen (*i*), in dessen Inneren die Nervenfibrille (*nf*) in schraubigen Windungen hinzieht. Die zwischen den Sehzellen verlaufenden Limitansfasern (*lf*) verdicken sich vor ihrem Durchtritt durch die Grenzmembran (*gm*). Die wabig erscheinende Zwischensubstanz (*sz*) ist durch eine schmale Reihe spaltenartiger Lückenräume von der Grenzmembran getrennt. Das Pigment der Limitanszellen reicht bis zur Höhe der Grenzmembran. Die Figur ist aus zwei Präparaten kombiniert; der pigmentierte linke Teil: Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Präparat, der entpigmentierte rechte Teil: Ammoniummolybdat-Toluidinblau-Präparat. Vergr. 1500.

Fig. 24. Proximale Region der Retina; auf der rechten Seite nach einem entpigmentierten Präparat gezeichnet. Die Lage der Kernschichten ist zu erkennen, und besonders die Beziehungen der Phaosome (*phs*) zu den Sehzellkernen (n^s). Im pigmentierten Teil der Sehzellen liegen vereinzelt Pigmentklumpen. Die Elemente, die auf dem Schnitt nur unvollständig getroffen waren, sind fortgelassen. Polychrom. Methylenblau. Vergr. 500.

Tafel XVIII.

Fig. 25—34 von *Sepia officinalis.*

Fig. 25. Entpigmentierter Längsschnitt der Stäbchensockelregion. Die gelbe Nervenlamelle (*Nl*) hört bald nach ihrem Durchtritt durch die Basalmembran (*bm*) auf, indem an ihre Stelle das längsfaserig-wabige, blaugefärbte Plasma tritt. Die Maschenstruktur dieses Plasmas wird in der Stäbchenregion immer lockerer, wobei die Längsfasern deutlicher sind als die Querverbindungen (*sxp*). Zwei Sockelteile sind eben angeschnitten und nur bis zur Basalmembran zu

verfolgen. Letzterer sitzen die Limitanszellen (*lz*) auf und entsenden distal Limitansfasern (*lf*). 4%iges Formol. Boraxkarmin, Osmium-Holzessig, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergr. 1500.

Fig. 26. Schema eines Längsschnittes der Retina von *Sepia officinalis* und *Eledone moschata* (auf letztere beziehen sich die rechtsstehenden Zahlen, die die Schnitthöhen der Flächenschnitte Fig. 37—43 angeben). Auf der rechten Seite ist das Pigment fortgelassen, um das faserige Plasma (*szp*), in welchem das Pigment liegt, zu veranschaulichen. Die Nervenfaser (*nv*) tritt in die Sehzelle ein und verbreitert sich hier zur Nervenlamelle (*Nl*), die bis zur unteren Sockelpartie zieht; die Nervenlamelle ist ungefaltet oder gefaltet, oder streckenweise in mehrere Lamellen gespalten. Von dem pigmentierten Stäbchensockel (*sts*) zieht das pigmentierte Plasmafasernetz durch die Stäbchenschicht bis zur distalen Pigmentanhäufung. Die Sockelregion (*sts*) ist nach unten von der Basalmembran begrenzt; letzterer sitzen pigmentierte Limitanszellen (*lz*) auf, die zwischen die Stäbchen (*st*) Fasern (*lf*) entsenden, welche in der distalsten Region der Retina wieder sichtbar werden und in die Limitans (*lm*) übergehen. Vergrößerung etwa 350.

Fig. 27. Proximale Region der Retina im Längsschnitt. Zwischen den Sehzellen verteilt sich ein lamellöses Bindegewebsgerüst (*bg*), das von den proximalen Bindegewebszellen (*bz*) entspringt und bildet vollständige Hüllen um die Nervenfasern (*nv*). Aus technischen Rücksichten sind die Nervenlamellen immer so dargestellt, als wenn die Sehzellenkerne (n^s) auf ihnen liegen. Längs beider Ränder der Nervenlamelle verläuft ein schwach blaugefärbter plasmatischer Saum, d. h. das Plasma der Sehzellen, in welchem die Nervenlamelle liegt. (Die rechtsstehenden römischen Zahlen beziehen sich auf die Querschnitte Fig. 30—33.) 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergr. 750.

Fig. 28. Entpigmentierter Querschnitt durch die mittlere Stäbchenregion. Die Querschnitte der Sehzellen und ihrer Stäbchen sind sehr verschieden groß, so daß oft kleinere Querschnitte von Sehzellen mit den zugehörigen Stäbchen zwischen größeren eingeschlossen sind. *szp*, plasmatisches Netzwerk der Sehzellen. ZENKERsche Mischung, Boraxkarmin, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergrößerung 1000.

Fig. 29. Querschnitt durch die distalen Pigmentanhäufungen in den Sehzellen (sz^d), dazwischen Limitanszerfaserung (*lf*). Vgl. Fig. 34 im Längsschnitt. ZENKERsche Mischung, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 30 (*I*). Entpigmentierter Querschnitt durch die Region der Limitanskerne (n^l) (vgl. Fig. 25 und 27). Nur auf einigen Sehzellenquerschnitten ist das innerste Ende der Nervenlamelle (*Nl*) zu erkennen; die meisten zeigen ein vacuoläres Plasma. Die Limitanszellen sind durch feine Fortsätze, welche die Basalmembran bilden, untereinander verbunden. 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergr. 1000.

Fig. 31 (*II*). Entpigmentierter Querschnitt in der Region *II* der Fig. 27. Die Nervenlamellen (*Nl*) lassen hier zum Teil eine Zusammensetzung aus zwei Platten erkennen. *bgf* Blutgefäß. 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergr. 1000.

Fig. 32 (*III*). Querschnitt durch die Kernregion der Sehzellen (n^s). Die Nervenlamelle umfaßt den Kern eng. Zwischen den Zellen verbreitet sich ein bindegewebiges Netzwerk (*bg*). 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergr. 1000.

Fig. 33 (*IV*). Querschnitt in der Höhe *IV*, Fig. 27. Die Nervenfasern (*nv*) sind zu Gruppen zusammengetreten. 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergr. 1500.

Fig. 34. Längsschnitt durch die distalste Sehzellenregion. Drei Sehzellen sind dargestellt: die mittlere im optischen Längsschnitt, die beiden seitlichen dagegen in der Aufsicht. Von den distalen Pigmentanhäufungen zieht das mit Pigmentkörnchen erfüllte plasmatische Faserwerk proximal. Die Sehzellen haben sich von der Limitans (*lm*) zurückgezogen, so daß das Limitansfaserwerk (*lf*) deutlich zu sehen ist. ZENKERsche Mischung, 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. Vergr. 1500.

Fig. 35—43 von *Eledone moschata.*

Fig. 35. Längsschnitt durch die distalste Sehzellenregion; die rechte Sehzelle ist entpigmentiert, so daß das Plasma, das sich proximal in Längsfasern fortsetzt, sichtbar ist. Eine der Fasern erscheint meist etwas dicker. ZENKERsche Mischung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 36*a* und *b*. Längsschnitt durch die proximale Region der Sehzellen. Fig. 36*b* zeigt zwei Sehzellen einer niedrigeren Retina als Fig. 36*a*; die verschiedenen schwarzen Streifen sind die Längsschnitte der gefalteten Nervenlamellen (*Nl*). Die beiden längeren Sehzellen der Fig. 36*a* sind von einer einfachen Nervenlamelle durchzogen, die in der Sockelregion (*sts*) endigt. In der rechten Zelle von Fig. 36*a* verläuft die Lamelle über dem Kern. Die starken Fasern zwischen den Stäbchensockeln gehören zu den Limitanszellen und zerspalten sich vor dem Eintritt in die Stäbchenregion. ZENKERsche Mischung, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin Vergr. 750.

Fig. 37 (vgl. Fig. 26). Querschnitt durch die mittlere proximale Partie der Sehzellen. Die schwarze Nervenlamelle (*Nl*) zeigt sehr verschiedene Querschnittsbilder. 4%iges Formol, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 38. Querschnitt durch die Region der Limitanskerne (n^l). ZENKERsche Mischung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 39. Entpigmentierter Querschnitt durch die mittlere Stäbchensockelregion. Das Sockelplasma (*sts*) ist wabig strukturiert mit einem ziemlich deutlichen Alveolarsaum. Die dazwischen liegenden Querschnitte der Limitansfasern sind zum Teil lamellenartig und verzweigt; auch finden sich Zusammenhänge zwischen benachbarten Fasern. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 40. Etwas schräg geführter entpigmentierter Querschnitt durch die Übergangszone der Sockel in die Stäbchenregion. Links sind noch die obersten Sockelteile getroffen mit zum Teil schon verdickter Membran; rechts dagegen hat sich die Wand zu den basalsten Teilen der Stäbchen verdickt. Das alveoläre Sockelplasma wird in der Stäbchenregion locker wabig. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Tafel XIX.

Fig. 41—43 von *Eledone moschata.*

Fig. 41. Querschnitt durch die untere Stäbchenregion. Die Zugehörigkeit zweier halbzylindrischer Stäbchenquerschnitte zu einer Sehzelle ist leicht zu erkennen. ZENKERsche Mischung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 42. Querschnitt durch die mittlere Stäbchenregion. Die beiden oberen Stäbchenvierecke (sog. Rhabdome GRENACHERS) schließen je eine kleinere Sehzelle mit zugehörigen Stäbchen ein. ZENKERsche Mischung, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 43. Querschnitt durch die mittlere Stäbchenregion mit unregelmäßiger Anordnung der Stäbchen. ZENKERsche Mischung, Eisenhämatoxylin. Vergrößerung 1000.

Fig. 44—54 von *Illex coindetii.*

Fig. 44. Längsschnitt durch die Region der Stäbchensockel und der spindelförmigen Anschwellungen der Sehzellen. Diese verschmälern sich nach Durchtritt durch die Basalmembran (*bm*) in wechselnder Höhe zu feinen Fäden, die sich alsbald wieder zu spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) erweitern. Diese verjüngen sich abermals zu Fäden und verbreitern sich zu den pigmentierten Stäbchensockeln (*sts*). Von diesen zieht fibrilläres Plasma (*szp*), das in seinem untersten Teil Pigment enthält, distal durch die Stäbchenregion der Sehzellen. Die Nervenlamelle (*Nl*) verläuft in den proximalen Teilen der Sehzellen (sz^{pr}), in den spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) und noch im proximalen Teil der Stäbchensockel (*sts*). In den Zwischenfäden sieht man höchst selten die Nervenlamelle (siehe †). Die Limitanszellen (*lz*) entsenden feine Fasern zwischen die Stäbchen und nach der Basalmembran (*bm*). Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 45. Entpigmentierter Längsschnitt durch eine niedrigere Retinapartie; einige Sehzellen ohne spindelförmige Anschwellungen. Limitansfasern (*lf*) sind deutlich. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 46*a*. Längsschnitt durch die distalste Stäbchenregion (st^d); in den Sehzellenenden liegen kugelige Körper verschiedener Größe. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 46*b*. Wie Fig. 46*a*. In den Limitansfaserkegeln liegen kugelige schwarze Körper, ebenso innerhalb der Sehzellen, von gleicher Farbe und ganz verschiedener Größe. FLEMMINGsches Gemisch, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 47. Längsschnitt durch die proximale Region der Retina; die Nervenlamelle (*Nl*) ist ziemlich schmal. Eigentümliche Struktur der Sehzellenkerne (n^s) nach Boraxkarminpräparat. Eine pigmentierte Bindegewebszelle (*bz*) ragt durch die Basalmembran (*bm*). Zwei Sehzellen sind unterhalb der Basalmembran spindelförmig angeschwollen. Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergrößerung 750.

Fig. 48. Querschnitt dicht unterhalb der Basalmembran geführt (vgl. Fig. 54), Capillarenanastomose (*bgf*), Blutgefäßkern (n^{bf}). Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 49. Querschnitt durch die Region der spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) der Sehzellen. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 50*a—c*. Querschnitte durch die Stäbchenregion, welche die häufigsten Gruppierungen darstellen. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 51. Querschnitt durch die distalste Stäbchenregion. In jeder Sehzelle liegt dunkel gefärbtes Plasma, von dem Fäden zur Wand (Stäbchen) ziehen. Stäbchengruppierung unregelmäßig. Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 52. Querschnitt durch die distalen Sehzellenendigungen. In den meisten liegen ein bis zwei verschieden große Kugeln. Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 53. Querschnitt durch die Limitans und die darunter liegenden Limitansfaserkegel (*lfk*), zum Teil mit eingelagerten Kugeln. Sublimat-Eisessig. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 54. Längsschnitt der Retina etwas schematisiert. Rechts eine einzelne Sehzelle. Die proximale Retinaregion hat eine ziemlich hohe Schicht von Sehzellenkernen (n^s). Die Region der spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) liegt oberhalb der Basalmembran (*bm*), hierauf folgt die pigmentierte Sockelregion (*sts*), von der auch noch Pigment in die untere Stäbchenregion vordringt. Die distalen Sehzellenenden sind mit dichterem Plasma erfüllt (vgl. S. 382). Die Nervenlamelle (*Nl*) zieht durch die Sehzellen bis zur Basis der Stäbchensockel (*sts*). (Die rechts stehenden eingeklammerten Zahlen geben die Schnittregion der Querschnitte Fig. 48—53 an.) Sublimat-Eisessig. Vergr. etwa 350.

Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von Ascaris megalocephala.

Von

Leonhard Scheben.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg a. L.)

Mit Tafel XX, XXI und 3 Figuren im Text.

Einleitung.

Bei der Untersuchung der männlichen Geschlechtszellen von Nematoden, die ich zur Vornahme eines morphologischen Vergleichs der Spermatosome dieser Tiere unternahm, machte ich Beobachtungen, die mich bald bewogen, meinen ursprünglichen Plan zu modifizieren und die Genese der Spermatosome der Ascariden, speziell des klassischen Objekts cytologischer Untersuchungen, der *Ascaris megalocephala*, zum Gegenstand meines näheren Studiums zu machen.

Ich unternahm diese Untersuchung in der sich immer mehr festigenden Überzeugung, daß jenes rätselhafte Gebilde, welches von den Autoren als »Glanzkörper«, »Fettkörper«, »Kopfkappe«, »Schwanzkappe« usf. bezeichnet und das durchweg für das Spermatozoon als solches wie für den Befruchtungsprozeß als unwesentlich und entbehrlich angesehen wird, eine falsche Beurteilung erfahren haben müsse.

Die jüngsten Stadien der Spermatosome von *Ascaris megalocephala* sind vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Ich verweise nur auf die Arbeiten von O. Hertwig und Aug. Brauer, in welchen die Veränderungen, welche die Ursamenzellen bis zum Spermatid hinauf erfahren haben, trefflich beschrieben sind. Über die weiteren Veränderungen des Spermatids bis zur Entstehung des reifen Spermatozoons liegen fast nur ältere Arbeiten vor. Die jüngste Arbeit stammt von van Beneden und Julin aus dem Jahre 1884. Sie enthält auch eine kritische Beleuchtung der vorhergehenden

Untersuchungen. Während die meisten Autoren dabei wenig günstig beurteilt werden, erntet die Arbeit H. Munks über »Ei- und Samenbildung bei den Nematoden« aus dem Jahre 1858 reichliches Lob. Sie wird als eine hervorragende Arbeit bezeichnet. Es heißt an einer Stelle mit Bezug auf diese Munksche Arbeit wörtlich: »Si nous sommes en mesure de rectifier et de compléter sur quelques points les recherches déjà anciennes de l'éminent physiologiste de Berlin nous le devons à valeur des méthodes auxquelles nous avons en recours aussi à cette circonstance que les progrès réalisés en matière d'histologie et d'embryologie ont fait surgir des questions nouvelles. Il est étonnant qu'après la publication, dans un recueil partout répandu d'un travail aussi consciencieux et dont les resultats sont si faciles à contrôler, des recherches aussi incomplètes que celles de Schneider, de Nussbaum et de Hallez aient pu être livrées à la publicité.«

Was die Genese des fertigen Spermatosoms aus dem Spermatid anbetrifft, so machen die beiden genannten Autoren, van Beneden und Julin, indes merkwürdigerweise wenig positive Angaben. Es werden vier Typen des Spermatozoons aufgestellt, von denen nur einer im Besitz des »corps réfringent« ist. Daß aus dem »Type sphéroidale« die übrigen Typen entstehen, wird gesagt, aber wie dieser Prozeß vor sich gehen soll, ist mir aus der Darstellung der beiden Forscher nicht ersichtlich geworden; Abbildungen sind der Abhandlung nicht beigegeben. So viel steht indes fest, daß sie das »corps réfringent«, unsern Glanzkörper, vom Plasma herleiten, nicht vom Kern. Es heißt: »ce corps est un produit de transformation du protoplasme de la papille caudale«.

Daß das Resultat der Munkschen Arbeit in diesem Punkt ein geradezu entgegengesetztes war, konnte ich nach der oben zitierten Darstellung der beiden genannten Autoren nicht voraussetzen, zumal van Beneden und Julin bei der diesbezüglichen Darstellung Munk gar nicht in die Debatte ziehen. So unterzog ich erst gegen Ende meiner Untersuchung lediglich der Vollständigkeit halber die schon ältere Arbeit von Munk einem genaueren Studium. Ich werde an geeigneter Stelle auf sie näher einzugehen haben.

Im übrigen sind die Ansichten aller Autoren über das Spermatozoon von *Ascaris megalocephala* im Prinzip ziemlich übereinstimmend. Es besteht — sehen wir hier von den später zu besprechenden van Benedenschen »Typen« ab — aus dem »Kern« und einem stark lichtbrechenden kegel- oder hutförmigen Körper, dem sog.

»Glanzkörper«. Um diese Gebilde liegt ein Protoplasmamantel, der an der breiten Basis breiter und stark gekörnt erscheint. Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen mußten jedenfalls zu der Ansicht führen:

1) Der Glanzkörper des *Ascaris*-Spermatozoons ist ein unwesentlicher und für die Befruchtung entbehrlicher Teil der Samenzelle.

2) Die *Ascaris*-Spermatozoen wie überhaupt die Nematodenspermatozoen sind Gebilde, die sich mit den typischen Spermatozoen zunächst nicht vergleichen lassen.

Auf Grund meiner eignen Untersuchung der Entwicklung des Spermatozoons von *Ascaris megalocephala bivalens* aus dem Spermatid bin ich indes zu dem Resultat gekommen, daß jener rätselhafte Glanzkörper ein durchaus nicht unwichtiger Bestandteil des Spermatozoons sein müsse. Die Richtigkeit dieser aus der spermatogenetischen Untersuchung sich ergebenden Behauptung ließ sich natürlich nur durch die Feststellung des Verhaltens des Spermatozoons bei der Befruchtung einwandfrei beweisen. Die Untersuchung dieser Vorgänge zeigte in der Tat, daß die aus den spermatogenetischen Beobachungen gewonnene Vermutung das Richtige traf und daß der Glanzkörper ein nicht unwesentlicher Bestandteil des *Ascaris*-Spermatozoons ist, der später nicht funktionslos zugrunde geht, sondern bei der Befruchtung eine Rolle spielt. Weiterhin führten meine Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß das so abweichend von andern Spermatozoen gebaute Spermatozoon von *Ascaris megalocephala* sich infolge des Vorhandenseins gewisser, bisher nicht bekannter Einrichtungen dennoch auf die typischen, mit Spitzenstück und Geißel versehenen Spermatozoen andrer Tiere zurückführen lassen dürfte. Wenn ich mich in dieser Hinsicht recht vorsichtig ausdrücke, so geschieht es deshalb, weil die äußerst schwierige Untersuchung gerade dieser Verhältnisse mich schließlich doch nicht zu dem völlig sicheren Ergebnis führte, zu welchem ich erst gekommen zu sein glaubte. Inwieweit meine Darstellung in dieser Beziehung als beweisend anzusehen ist, muß ich der Beurteilung des Lesers anheimstellen.

Während der ganzen Dauer meiner Untersuchungen waren mir sowohl Herr Professor Dr. E. Korschelt wie auch Herr Dr. C. Tönniges durch Rat und Tat stets behilflich, wofür ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Untersuchungsmethoden.

Da es nicht leicht ist, brauchbare Präparate zu erhalten, so gebe ich die von mir angewandten Methoden etwas genauer an.

Männliche wie weibliche Geschlechtsorgane werden aus dem lebenden Tiere so schnell als möglich herauspräpariert, nachdem man dasselbe, ohne es in ein feuchtes Medium zu bringen, in einer Wachsschale fixiert hat. Dann werden die Organe in die Konservierungsflüssigkeit geworfen. Mit dem Lospräparieren von Darmteilen hält man sich zweckmäßig nicht lange auf; dieselben lassen sich später sehr leicht entfernen, ohne daß die Güte des Präparates Einbuße erleidet.

Zur Konservierung wurde mit Vorteil benutzt vor allem ein Gemisch von 50 Teilen »Alcoholus absolutus«, 50 Teilen Quecksilberbichlorat und 2 Teilen Eisessig, ferner die von Boveri empfohlene Pikrinessigsäure; auch die Zenkersche Lösung tat gute Dienste.

Das Material, das zweckmäßig in kleinere Teile zerschnitten ist, wurde durchweg 3 bis 4, auch ohne Schaden selbst 12 Stunden in der Konservierungsflüssigkeit belassen, dann in 60%igen Alkohol nach der eventuellen Entziehung des Quecksilbers durch Bindung mit Jod ausgewaschen und allmählich in höher prozentigen Alkohol übergeführt bis in absolutem Alkohol, in dem man das Material nicht zu lange liegen lassen darf, die nötige Härtung erreicht ist.

Danach werden die Objekte in Xylol oder besser in reines Chloroform gebracht, und, da sie vermöge ihres geringen spezifischen Gewichts die Oberfläche dieser Flüssigkeit überragen und so durch den Luftzutritt geschädigt werden können, durch eine Schicht absoluten Alkohols von der äußeren Luft getrennt. Nach genügender Durchtränkung des Objekts zieht man mit der Pipette den Alkohol vorsichtig ab und überträgt das Material von neuem in reines Chloroform oder Xylol, worin es, wenn kein Fehler gemacht wurde, alsbald untersinkt. Nach kurzer Zeit, etwa einer halben Stunde, wird es in ein Gemisch von Xylol- bzw. Chloroform-Paraffin gebracht und dann nach einer halben Stunde in reines Paraffin eingebettet. Die Einbettungsdauer beträgt in der Regel 4 Stunden bei etwa 60° C.

Die Dicke der verwendeten Schnitte beträgt 4—10 μ.

Gute Färbungen wurden erzielt mit der Heidenhainschen Hämatoxylinmethode. Auch Doppelfärbungen dieser Methode mit einer beliebigen Plasmafärbung, wozu sich nach meinen Erfahrungen Lichtgrün besonders gut eignet, fielen zur Zufriedenheit aus. Einfache Pikrokarminfärbungen taten speziell bei der Untersuchung der Spermatiden gute Dienste. Außerdem wurden Färbungen mit Anilinfarbstoffen und Doppelfärbungen von Heidenhainschem Hämatoxylin und Bordeauxrot angewendet.

Außer an Schnitten machte ich Beobachtungen an Totalpräparaten, indem ich entweder den Inhalt frischer Geschlechtsorgane lebender Tiere mittels des heizbaren Objekttisches in Eiweißglyzerin oder einer schwachprozentigen Zuckerlösung betrachtete oder den auf dem Objektträger ausgepreßten Inhalt durch Osmiumsäuredampf konservierte oder das auf anfänglich beschriebene Weise konservierte Material behandelte, wie dies von van Beneden und Boveri angegeben wurde, und es in Glyerin einschloß. Ich finde indes, daß man nach Entziehung des Alkohols durch Xylol und Einschließen in Kanadabalsam mindestens ebenso gute Bilder ohne merkliche Schrumpfung bei genügender Vorsicht erhalten kann.

I. Genese des Spermatosoms aus dem Spermatid.

Ich beginne meine Darstellung da, wo O. Hertwig und A. Brauer ihre Untersuchungen abschlossen, mit der Betrachtung des aus der zweiten Teilung des Spermatocyts hervorgegangenen Spermatids.

Das Spermatid enthält bei *Ascaris megalocephala bivalens*, den wir zum speziellen Gegenstand unsrer Betrachtung nehmen, zwei chromatische Elemente; »dieselben sind,« sagt O. Hertwig, »durch einen kleinen Abschnitt voneinander getrennt, sie schicken kleine Fortsätze aus, so daß sie ein amöboides Aussehen gewinnen. Dann legen sich beide dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche ab und nehmen eine halbkugelige Form an. Endlich schmelzen sie zusammen zu einer Kugel. Ab und zu sieht man Kerne, die durch eine Einschnürung oder durch einen in die Substanz eindringenden Spalt ihre Entstehung aus zwei Halbkugeln bzw. aus zwei chromatischen Elementen erkennen lassen.« Diese Elemente liegen in der Mitte der Zelle, dieselben umgibt ein »homogener Hof« (Hertwig), auch »Kernvacuole« genannt, dann folgt »die Dottermasse«, in welcher noch lange Zeit die Dotterkörner ihre radiäre Anordnung beibehalten (Hertwig). Außerdem ist wohl nach der Ansicht der meisten Autoren in diesem Spermatid das vor der letzten Zellteilung plötzlich verschwundene Centrosom unsichtbar enthalten.

Und, da dasselbe, wie A. Brauer wenigstens bei *Ascaris univalens* nachgewiesen, nucleärer Herkunft ist, dürfte es, sofern man es überhaupt als konstantes Zellorgan ansehen will, wiederum seinen Aufenthalt im Kern genommen haben. O. Hertwig sagt, daß »das bei der Befruchtung wieder auftretende männliche Centrosom in den kleinen kompakten kugeligen Kern eingeschlossen ist«. A. Brauer: »Ich glaube an ein freies Fortbestehen desselben im Kern in Form und Größe des Zentralkorns. Spätere Untersuchung mit Hilfe eines nur für das Zentralkorn charakteristischen Farbstoffs müssen weitere sichere Anhaltspunkte bringen.«

Es würde nun meiner Ansicht nach für einen Unbefangenen kaum einem Zweifel unterliegen, daß wir in dem oben beschriebenen Spermatid eine typische Zelle vor uns haben, bestehend aus dem in der Mitte gelegenen Kern, enthaltend die allerdings isolierten, zentral gelegenen chromatischen Elemente, die Chromosome und das Achromatin, den »homogenen Hof«, umgeben von dem Cytoplasma mit den eingelagerten »Dotterkörnchen«.

Indes liegt die Sache keineswegs so einfach. Bei dem Studium des Befruchtungsprozesses gemachte Beobachtungen haben zu dem Ergebnis geführt, daß von seiten des Spermatozoons das chromatische Element zur Spermakernbildung genüge, abgesehen von der im übrigen von H. Munk lebhaft bestrittenen Behauptung Meissners und Claparèdes, »daß der Kern — unter diesem Kern haben wir hier nur das Kernbläschen zu verstehen, da man das chromatische Element als Nucleolus auffaßte — im unteren Teile des Hodens (Spermatidenstadium) verschwinde«.

Ich sage »abgesehen« hiervon, weil ich ein Stützen auf die Meissner-Claparèdesche Anschauung wegen der meines Wissens unwidersprochenen Beweisführung H. Munks für wenig berechtigt halten würde.

Also jedenfalls lediglich die Ergebnisse der Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang geben dazu Veranlassung, das chromatische Element mit dem Namen »Kern« zu belegen, wobei man indes nicht, wie es vielleicht den Anschein haben könnte, der Ansicht war, daß das Chromatin in sich das Achromatin beherberge. Van Beneden trägt der Ausnahmestellung des fraglichen Kerns insofern Rechnung, als er ihn »noyau chromatique« nennt.

O. Zacharias wendet sich in längeren Ausführungen gegen die Bezeichnung »Kern«, indem er besonders auf die Äquivalenz des »noyau chromatique« mit dem Chromatin des Eikerns hinweist. Wenn er sich doch zum Schlusse für einen einschränkenden Gebrauch des Namens »Kern« erklärt, so ist dies auf eine Äußerung von Graffs und Flemming zurückzuführen, dahingehend, daß der Spermatozoenkopf ein Kern sei, der seine achromatische Substanz völlig verloren habe. Dem ist aber meines Erachtens entgegenzuhalten, daß den mehr zufällig gemachten spermatogenetischen Untersuchungen von Graffs eine derartige abschließende Deutung wohl kaum beizulegen sein dürfte und daß die modernen Untersuchungen mit Sicherheit dargetan, daß das Achromatin dem Kerne bei seiner Neubildung zum Spermatozoenkopf keineswegs verloren geht. Außerdem sagt Flemming, daß der Kopf beim Spermatozoon vom Salamander »fast« ganz aus verdichteter chromatischer Substanz bestehe.

Durch meine eignen Untersuchungsresultate sehe ich mich veranlaßt die Bezeichnung »Kern« für das Chromatin des *Ascaris*-Spermatozoons abzulehnen. »Kern« nenne ich beim Spermatid die chromatischen Elemente + Kernvacuole, für die chromatischen Elemente behalte ich die Bezeichnung »Chromosoma« bei.

Fig. 1 der Taf. XX zeigt ein Spermatid von *Ascaris megalo-*

cephala bivalens wie oben beschrieben, nach dem Verschwinden des Zentralkörpers. In der Mitte liegt der Kern, bestehend aus einem hellen Bläschen mit seinen zentral gelegenen, hier deutlich in ihrer Duplizität sichtbaren beiden Chromosomen, darum das Cytoplasma mit den zahlreichen eingelagerten glänzenden Dotterkörnchen.

Beobachten wir zuerst die Veränderungen, die sich am Kern des Spermatids abspielen: Das anfangs helle kugelige Kernbläschen, das die Chromosomen umschließt, beginnt allmählich an Größe zuzunehmen, aufzuquellen und bald sehen wir den wasserhellen Inhalt sich dunkler färben (Fig. 2).

Hat der Kern eine gewisse Größe erreicht, so wird es leicht ersichtlich, daß diese dunklere Beschaffenheit des Kernes durch das Vorhandensein von kleinen Körnchen hervorgerufen wird; das hierdurch erzeugte kernartige Aussehen wird noch wesentlich verstärkt durch ein außerordentlich feines Fadennetz, das das Ganze durchzieht (Fig. 3). Ob die Körnchen in den Knotenpunkten des Fadennetzes gelegen sind, ist schwer zu entscheiden.

Hat der Kern eine bestimmte Größe erreicht, so beginnt er nach allen Richtungen pseudopodienartige Fortsätze auszusenden (Fig. 4), derart, daß die ihn umgebende, ohnehin äußerst schmale, Zone hellen Plasmas stellenweise völlig verdeckt wird. Ich hebe hervor, daß dieses Bild keineswegs durch Schrumpfung entstanden ist.

Nachdem der Kern den ganzen Raum innerhalb des Dotterkörnchenkranzes eingenommen hat, beginnt er sich allmählich abzurunden und für sein weiteres Verhalten scheint die Neigung charakteristisch, sich in die Länge zu strecken, so daß auf diesem Stadium die Samenzelle oft mehr oval als rund erscheint (Fig. 5). Sein Bestreben ist es an einem Pole die ihn offenbar behindernden Dotterkörner beiseite zu schieben (Fig. 6). Auf diesem Stadium, zuweilen etwas früher, zuweilen etwas später sehen wir die vorher zentral gelegenen beiden Chromosome ihre frühere Lage aufgeben und eine mehr periphere Stellung einnehmen (Fig. 7).

Bevor ich auf die Schilderung der weiteren Veränderungen des Kernes eingehe, seien diejenigen besprochen, die das Cytoplasma mit seinen Dotterkörnern erfährt. Sie werden durch dieselben Figuren erläutert (Fig. 1—6).

Mit dem Wachstum des Kernraumes sehen wir die Cytoplasmamasse an Volumen entsprechend abnehmen. Dieser Vorgang spielt sich auf die Weise ab, daß die in dem hellen Cytoplasma suspendierten kleinen Körnchen proportional der Größenzunahme des Kernes an Zahl ab, an Größe aber zunehmen. Die vorher kugelige Form der Dotterkörner wird zuletzt unregelmäßiger, schollig (Fig. 6—8).

Endlich ist das Cytoplasma zu einer schmalen, den Kern umgebenden Zone geworden, in der eine einzige Reihe großer Dotterschollen eingelagert ist (Fig. 5 und 6). Die in Fig. 3 sichtbar gewordene Zone hellen Cytoplasmas wird, wie man auf den Bildern verfolgen kann, mit dem Wachstum des Kernes auch undeutlicher. Zuletzt ist sie durch den einreihigen Kranz der Dotterkörner fast völlig verdeckt, um indes bei dem im folgenden zu schildernden Vorgang wieder sichtbar zu werden.

Wie schon oben angedeutet, sehen wir in Fig. 6 den Kern mit seinem den Chromosomen gegenüber liegenden Pole sich zwischen die Dotterschollen hineindrängen; die Dotterkörner weichen, dem Drucke des Kernes nachgebend, auseinander (Fig. 7).

Nunmehr sehen wir den einer freieren Ausdehnung fähigen Kern seine kugelige Gestalt aufgeben und in der Richtung der geringeren Spannung, das nun wieder sichtbar werdende, ihn als dünnen Saum umgebende Cytoplasma, vor sich herschiebend, sich ausdehnen, gleichsam hervorquellen (Fig. 8).

Bald hat die Zelle nach vollendeter Streckung des Kernes eine kegelförmige Gestalt angenommen (Fig. 8 und 9).

Die Körnchenmenge des Kernes hat sich während der zuletzt geschilderten Vorgänge augensichtlich vermehrt. Von einer fädigen Struktur ist infolge der dichten Aneinanderlagerung der Körnchen nichts mehr zu sehen. Diese Verdichtung des Kerninhalts bildet das auffälligste Moment der späteren Veränderungen der Kernsubstanz. Die Verdichtung wird schließlich so intensiv, daß man, ohne die Genese zu kennen, glauben könnte, einen ganz homogenen nucleolusartigen Körper vor sich zu haben.

Von diesem Stadium an sieht man auffallenderweise die Chromosome außerhalb der eigentlichen Kernmembran liegen, wenigstens vermag ich dieses Verhalten nicht anders aufzufassen.

Zunächst erfordert das Schicksal der Dotterkörner wieder unsre Aufmerksamkeit.

In Fig. 6 und 7 erscheint noch der weitaus größte Teil des Kernes von diesen merkwürdigen Gebilden umgeben, in Fig. 8 ist dies noch mit einem kleinen Teile des Kernes der Fall, während sie in Fig. 9 nur noch in der den stumpfen Kernpol bedeckenden Plasmamasse liegen. In Fig. 10 sind die Schollen völlig verschwunden.

Wie dies Verhalten jener Plasmaeinlagerungen zu erklären ist, kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben, doch müssen sie wohl einer allmählichen Auflösung verfallen.

Es ist auch schwer zu konstatieren, wann bzw. wo jener Verlust stattfindet. Es ist überhaupt fraglich, ob dieser Prozeß streng an eine bestimmte Örtlichkeit gebunden ist. Denn während Munk feststellt, daß dieser Verlust der »lichtbrechenden Körner« in dem männlichen Geschlechtsorgan eintritt, meint van Beneden, der Vorgang spiele sich im Uterus ab. Ich selbst habe stets nur als letztes Spermatidenstadium der männlichen Samenblase das in Fig. 9 dargestellte gefunden und als erstes Spermatidenstadium des Uterus das in Fig. 10 dargestellte, das sich dem ersteren unmittelbar anreihen dürfte. Das verschiedenartige Aussehen der Fig. 9 einerseits und der Fig. 10 anderseits ist, abgesehen von dem bereits besprochenen Verlust der Dotterkörner, lediglich durch die Verschiedenheit der Tinktion bedingt. Fig. 9 ist mit Pikrokarmin, Fig. 10 nach Heidenhain gefärbt.

In Fig. 10 haben wir ein Spermatid vor uns, bestehend aus dem jetzt schon recht scharf umschriebenen Körper, der dem späteren »Glanzkörper« entspricht und den basal von diesem gelegenen Chromosomen, sowie dem Protoplasmamantel. Nach meinen Beobachtungen geht der »Glanzkörper« aus dem Kern hervor. Ich möchte diese indifferente Bezeichnung, die er seiner homogenen Beschaffenheit und seinem starken Lichtbrechungsvermögen verdankt, beibehalten. Die Bildung des Glanzkörpers, der uns in Fig. 10 schon ziemlich deutlich entgegentritt, wird durch die vorher beschriebenen Umwandlungsstadien der Spermatide (Fig. 6—9) eingeleitet.

Die Veränderungen, die sich weiterhin an ihm vollziehen, bestehen im wesentlichen in einer Verdichtung seines Inhalts und der Veränderung seiner Form (Fig. 10, 11, 18, 21). Die anfangs halbkugelige Zelle entwickelt sich durch allmähliche Streckung zu einem kegel- bis spitzkugelförmigen Gebilde[1].

---

[1] Es ist hier vielleicht auch am Platze auf das Vorhandensein von Riesenspermatozoen von *Ascaris megalocephala* hinzuweisen. Man findet relativ häufig im Uterus Spermatozoen, deren Glanzkörper an Volumen den der normalen Spermatozoen um ein Vielfaches übertreffen (Fig. 24). Dem Vorkommen dieser Riesenspermatozoen entspricht das Vorhandensein von Riesenspermatiden (Fig. 23). Über ihre Genese habe ich keine Beobachtungen gemacht. Die Chromosomen weichen in ihrer Morphologie anscheinend nicht von denen normaler Spermatozoen ab.

Zu erwähnen wäre auch noch die Veränderlichkeit in der Form der Samenzelle, insofern sie sich unter Umständen stark zu strecken vermögen und eine

Was das Verhalten der Chromosome anbetrifft, so ist es wohl kein Zufall, daß ihre Duplizität an den Spermatidenanfangs- und Endstadien sehr leicht zu konstatieren ist, während man bei den Zwischenstadien oft lange suchen muß, um diese Erscheinung zu Gesicht zu bekommen. Es hängt dies Verhalten offenbar mit der Tätigkeit der Chromosome zusammen; im Spermatidenstadium deutet die Lücke zwischen den beiden Chromosomen die letzte Phase der Aktion der chromatischen Elemente vor dem nun folgenden Stadium relativer Ruhe an, während sie in den Endstadien der Entwicklung der Samenzelle gleichsam die Einleitung zu der weiteren wichtigen Funktion des Chromatins bei der Befruchtung darstellt.

Das Plasma umgibt als dünner Saum die Samenzelle. Dieser Saum erscheint an der Basis der Zelle etwa um das drei- bis fünffache verdickt und an eben dieser Stelle meist erst gegen Ende der Zellausbildung mit körnigen Einlagerungen versehen (Fig. 11, 18, 21). Auch der dünne Saum des übrigen Zellleibes zeigt meist Körncheneinlagerungen. Jedoch sind die letzteren kleiner und treten färberisch weniger stark hervor. Beziehungen zu den Dotterkörnern der Spermatide sind nicht nachzuweisen, es scheint vielmehr, als ob diese Körnchen Nährmaterial darstellen.

Ziehen wir nunmehr einen Vergleich zwischen meiner Auffassung von der Genese des Spermatozoons mit der VAN BENEDEN-JULINschen, so ergibt sich mit Bezug auf den Glanzkörper ein wesentlicher Unterschied.

Während ich annehme und aus meinen Präparaten zu beweisen in der Lage bin, daß das »corps réfringent« sich aus dem Kernbläschen der Spermatocyte entwickelt, behaupten VAN BENEDEN und JULIN: »le corps est un produit du transformation du protoplasme de la papille caudale«. Diese Behauptung ist aber meines Erachtens durch nichts bewiesen. Da der betreffenden Abhandlung Abbildungen nicht beigegeben sind, halte ich mich an die Abbildungen der aus dem Uterus stammenden Samenkörper, die in der ein Jahr früher erschienenen »Fécondation« VAN BENEDENS wiedergegeben sind. Ein Bild, Fig. 3, Taf. XI, von VAN BENEDEN als eine Form des »type pyriforme« bezeichnet, stellt eine kugelige Zelle dar, in deren Mitte das von einem hellen Hofe umgebene Chromatin liegt, das darum gelegene Plasma tritt an einer Stelle zipfelförmig hervor. Dieses Bild würde offenbar die Behauptung von der plasmatischen Natur des

---

fast stabförmige Gestalt annehmen (Taf. XX, Fig. 22). Spermatozoen dieser Art finden sich überaus häufig in den Furchen des Uterusepithels.

Glanzkörpers illustrieren können. Ich kann dem nur entgegensetzen, daß mir während der ganzen Dauer meiner umfassenden Untersuchungen in meinen mit den verschiedensten Färbemitteln behandelten und auf verschiedene Weise konservierten Schnittpräparaten dies Stadium in dieser Darstellung nie zu Gesicht gekommen ist. Vielmehr trat hier immer färberisch eine überaus deutliche Scheidung zwischen Plasma und dem heranwachsenden Glanzkörper zutage, abgesehen, davon, daß letzterer von einer deutlichen Membran umgeben ist, während die Kernnatur natürlich nur auf früheren von van Beneden nicht abgebildeten in Fig. 3, 4 ersichtlichen Bildern zutage tritt.

Daß man übrigens bei den Beobachtungen von so kleinen, allzuleicht verletzbaren Zellelementen sehr leicht Täuschungen ausgesetzt ist, zumal bei Untersuchung von Totalobjekten mit Immersion, wo ein schädigender Druck auf das Deckglas schwer zu vermeiden ist, habe ich selbst recht unliebsam erfahren. Und ist es doch van Beneden selbst, der tadelnd hervorhebt, daß Nussbaum durch ungeeignete Manipulationen, die zum Abbrechen des Glanzkörpers führten, zu der Behauptung gekommen ist, daß vor dem Befruchtungsakte der Glanzkörper vom Spermatozoon abgeworfen werde.

Daß es indes möglich ist, selbst bei schwacher Vergrößerung die Bildung des Spermatozoons zu verfolgen bzw. zu der Erkenntnis zu gelangen, daß der Kern bzw. das Kernbläschen sich zu dem Glanzkörper entwickelt, zeigt bereits die aus dem Jahre 1858 stammende Arbeit von H. Munk. Er sagt in dieser Beziehung: »Die Entwicklungszellen der Samenkörperchen, wie wir sie oben verlassen haben, bestanden aus einem Kern, der sich äußerlich nur durch das hellere Zentrum der Körperchen zu erkennen gibt, mit einem dunkeln runden Kernkörperchen (Chromosom) aus einer zähen unregelmäßigen körnigen, den Kern umschließenden Masse, endlich aus einer die letztere umgebenden Zellmembran .... Die zähe körnige Masse wird allmählich schmäler, das helle Zentrum, der Kern, nimmt immer mehr an Größe zu, bis endlich nur noch eine feine Schicht von Körnchen zwischen dem Kern und der Zellmembran übrig geblieben ist. Jetzt geht mit dem Kern eine bedeutende Veränderung vor sich: er verdichtet sich und zwar zur Form einer hohlen Halbkugel, wobei sein Lichtbrechungsvermögen sehr zunimmt. Gleichzeitig ist auch die letzte schmale Schicht an Körnchen zwischen dem Kern und der Zellmembran verschwunden ....

Die Entwicklungszelle besteht also jetzt aus einem soliden, stark lichtbrechenden Kerne von der Form einer hohlen Halbkugel oder einer englischen Mütze mit einem Kernkörperchen, das unter einer feinkörnigen flockigen Masse in der Höhlung des Kernes liegt.«

»Wir sind jetzt zur letzten Veränderung der Entwicklungszelle gelangt, die in dem Zugrundegehen der Zellmembran, wahrscheinlich durch Platzen derselben besteht. Der Kern wird hierdurch frei, streckt sich, wenn er gekrümmt war und stellt das reife Samenkörperchen vor .... Wir hatten oben eine Frage offen gelassen. Meissner, Bischoff und Claparède lassen den von der körnigen Masse umhüllten bläschenartigen Kern im Hoden noch vor dem gegen Ende desselben stattfindenden Teilungsprozeß verschwinden, untergehen; ich habe behauptet, daß das Kernbläschen persistiert. Die Frage konnte vorher unwesentlich erscheinen, sie hat aber jetzt große Bedeutung erlangt, wo wir aus dem bläschenartigen Kern unmittelbar das reife Samenkörperchen haben hervorgehen sehen.«

Man sieht, daß diese Darstellung von H. Munk mit der meinigen viel Übereinstimmendes zeigt, ganz besonders, was die Entstehung des Glanzkörpers aus dem Kern betrifft. Ich erwähnte bereits und darf es nochmals hervorheben, daß ich ohne Kenntnis der Munkschen Arbeit zu dieser Auffassung gelangt war.

Eine weitere Stütze erfahren meine Beobachtungen meiner Ansicht nach durch die interessanten mikrochemischen Untersuchungen L. Auerbachs über das *Ascaris*-Spermatozoon. Der Verfasser kommt zu folgenden Resultaten: »Bei meinen Doppeltinktionen hat sich nun aber konstant ergeben, daß sowohl der kugelige Samenkörper des Kopfes (»Kopf« nach van Beneden, kugeliger Samenkörper = Chromosome, Anm. d. Verf.) als auch der kegelförmige Einschluß (= Glanzkörper) des hinteren Abschnittes mit blauer Farbe aus der Procedur hervorgehen, während alles Übrige an dem Gebilde rot gefärbt ist. .... Danach könnte dieser Körper sehr wohl gleichsam ein Auswuchs des Kernes sein. ....«

Zur Ergänzung füge ich hier gleich eine weitere, allerdings mehr in den zweiten Teil meiner Arbeit gehörige Bemerkung desselben Autors bei: »Wenn aber auch die Substanz dieses Körpers (Glanzkörper, Anm. d. Verf.) in gewissem Sinne überschüssig ist, so kann ich doch nicht umhin, wenigstens kurz zu bemerken, daß ich nach meinen Beobachtungen über die ersten Vorgänge im befruchteten Ei von *Ascaris megalocephala* Grund zu der Vermutung habe, daß der accessorische Innenkörper des Spermiums zwar zur Befruchtung nicht nötig ist (s. hierüber meine

Ausführungen S. 411, 412 und 416) aber, wenn vorhanden, doch nicht so gänzlich funktionslos sein dürfte, wie bisher angenommen wurde.«

Zum Schlusse noch einen weniger wichtigen Punkt, in dem meine Befunde von den van Benedenschen abweichen.

Wie schon oben gesagt, entsteht nach van Beneden und Julin das corps réfringent durch Umwandlung des Schwanzplasmas. (Den größten vom Glanzkerne eingenommenen Teil des Samenkörpers nennt van Beneden gelegentlich »Schwanz«; er besteht nach ihm vollständig aus Plasma.)

Dies Schwanzplasma ist nach van Beneden von einer Membran umgeben. Nun wandelt sich nach demselben Autor dieses innerhalb der Membran liegende Plasma auf irgend eine Weise — wie wird nicht näher erläutert — in das corps réfringent um. Das heißt nur ein Teil des Cytoplasmas, denn wie aus einer andern Stelle hervorgeht, befindet sich zwischen Membran und corps réfringent noch eine cytoplasmatische Verkleidung. Nach dieser Darstellung würde also der Glanzkörper selbst membranlos sein, und ferner muß man annehmen, daß das Schwanzplasma aus zwei differenten Partien besteht, deren eine den Glanzkörper, deren andre die cytoplasmatische Verkleidung liefert, eine Annahme, die doch wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Was nun aber das Vorhandensein der von van Beneden behaupteten Membran angeht, so wird ihre Existenz von Boveri stark angezweifelt, ebenso, wie wir oben gesehen haben, von H. Munk. Ich selbst habe ebenfalls am Spermatozoon nie eine isolierbare Membran konstatieren können, wohl aber eine Membran, die den Glanzkörper umhüllt; diese Membran ist auch von andern Autoren gesehen worden und sie ist nach meinen Befunden noch lange im Ei nach der Befruchtung, wie ich später noch ausführen werde, vorhanden. Weiterhin! Van Beneden sagt, daß das basal unter den Chromosomen gelegene Plasma keine solche Membran besitzt. Den Beweis für diese Membranlosigkeit sieht van Beneden in der Tatsache, daß sich um diese »hémisphère céphalique« post mortem eine helle blasse Kontur befindet, die offenbar ausgetretene Flüssigkeit darstellt; denn niemals zeigt sich die leiseste Runzel, was doch offenbar bei dem Vorhandensein einer Membran der Fall sein würde. — Ist diese Beweisführung richtig, so existiert, abgesehen von allem andern, die von van Beneden behauptete Membran auch nicht, da die gleiche blasse Zellflüssigkeitszone auch in der Umgebung der Plasmabekleidung des Glanzkörpers zu finden ist, sowohl an frischem wie konserviertem Material. Diese Beweisführung würde auch indirekt für die Anwesenheit der von van Beneden geleugneten Glanzkörpermembran sprechen, indem an gut konservierten Spermatosomen der Glanzkörper stets prall und glatt ist, an schlecht konservierten sich aber zahlreiche Runzeln und Falten zeigen, wie sie in vielen van Benedenschen Abbildungen deutlich als solche zu erkennen sind; die äußerste Umgrenzung des Spermatozoons zeigt aber an diesen Bildern nie eine Faltung oder Schrumpfung. — Die strenge Scheidung aber von Cytoplasma und Glanzkörper muß schon darauf hindeuten, daß wir es mit zwei genetisch verschiedenen Substanzen zu tun haben.

Das reife Spermatozoon.

Neben der übereinstimmenden Ansicht der Autoren, daß das fertige Spermatozoon die bekannte Spitzkugelform hat, existiert eine abweichende Darstellung van Benedens, die meines Wissens unerörtert geblieben ist. Van Beneden stellt bekanntlich vier Typen der *Ascaris*-Spermatozoen auf:

1) Type sphéroidale, 2) type pyriforme, 3) type campanuliforme, 4) type conoide. Diese Typen entwickeln sich nacheinander derart, daß der Kegeltypus das Endstadium darstellt. Nehmen wir mit van Beneden an, daß diese Entwicklungsstadien vielleicht mit Ausnahme des »type sphéroidale« befruchtungsfähige Spermatozoen darstellen, so müssen wir bei *Ascaris* eine normale Befruchtung durch unreife Spermatozoen für Regel halten. Denn als unreife Spermatozoen müssen wir doch Samenzellen bezeichnen, deren Entwicklungsgang noch nicht abgeschlossen ist. Betrachten wir diese vier Typen van Benedens näher:

Die Entstehung des ersten Typus geht nach van Beneden in der Weise vor sich, daß die lichtbrechenden Körner des Spermatids verschwinden. Wir haben also hier das von uns in Fig. 1—6 dargestellte, früher beschriebene Spermatidenstadium vor uns. Ein Vergleich dieses in Fig. 1 und 13 auf Taf. XI von van Beneden dargestellten Gebildes mit obigem zeigt aber wohl zur Genüge, daß jenes von van Beneden im Uterus gefundene und das von mir auf Schnittpräparaten in seiner Genese genau verfolgte Spermatid zwei sehr verschiedene Dinge sind.

In Schnitten habe ich ein solches Gebilde nie gefunden, wohl aber sehr häufig bei Untersuchung frischer bzw. konservierter totaler Samenkörper. Diese Bilder kamen dadurch zustande, daß sich der Glanzkörper ablöste, während sich der übrige Teil in der Gestalt des van Benedenschen »type sphéroidale« dem Auge präsentierte, ein

Bild, wie es van Beneden selbst in seiner Fig. 4 derselben Tafel zur Abbildung bringt.

Wäre das fragliche Körperchen ein Spermatid, so müßte man allenfalls annehmen, daß die körnige Masse Kernsubstanz sei, an der noch keine Verdichtung eingetreten sei; dem widerspricht aber sowohl die zentrale Lage des Chromatins als anderseits das Fehlen von Cytoplasma. Ziehen wir aber Fig. 13 etwa mit Fig. 18 in Vergleich, und bedecken hierbei den Glanzkörper der Fig. 18, so ist der Gedanke kaum abzuweisen, daß wir es in dem type sphéroidale mit einem arteficiellen Gebilde zu tun haben.

Die zwei nächsten Typen, die in den folgenden Bildern bis Fig. 29 dargestellt sind, bedürfen keiner längeren Erörterungen. Es sind etwa meine in Fig. 11—13, Taf. XX abgebildeten Zellen, die die Umformung des Glanzkörpers zu der typischen granatförmigen Gestalt demonstrieren.

Meine Einwände gegen die van Benedensche Anschauung von der plötzlichen Bildung eines Glanzkörpers, gegen die Plasmanatur, Membranlosigkeit des Glanzkörpers usw. habe ich schon des näheren erörtert.

Wenngleich meines Wissens van Beneden nicht ausdrücklich versichert, daß sein type sphéroidale nicht copulationsfähig ist, scheint er doch dieser Ansicht zu sein. Denn ein befruchtungsfähiges Spermatozoon besteht nach ihm außer der granulierten »Kopfhalbkugel« aus einem »Schwanz«, der entweder ausschließlich aus Protoplasma oder aus einem lichtbrechenden Körper + Protoplasma besteht.

Der Vollständigkeit halber erwähne ich, daß van Beneden unter seinem »type conoide« eine Reihe von Formverhältnissen seines »corps réfringent« anführt, die offenbar zum großen Teil nur pathologischer Natur sind. Hiervon kann man sich sehr leicht bei Untersuchung frischen Materials überzeugen; in einigen Minuten entstehen die Formen, die van Beneden als die eines »tigelle« oder eines »bâtonnet axial« oder als »bien cannelée« bezeichnet, vor unserm Auge. In gut konservierten Schnitten sind derartige Gebilde keinesfalls zu erblicken. War es an und für sich ziemlich unwahrscheinlich, daß Spermatozoen, die ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen haben, schon befruchtungsfähig seien, so sind meiner Ansicht nach noch drei gewichtige Punkte vorhanden, die dies geradezu unmöglich machen dürften.

Der erste Punkt ist die seit langem bekannte Tatsache, daß die Befruchtung an einen bestimmten Abschnitt, an das sog. Receptaculum seminis gebunden ist, eine Örtlichkeit, die relativ weit von der Scheide entfernt ist; ehe die Spermatozoen hierher gelangt sind, haben sie wenigstens nach meinen Erfahrungen Entwicklungsstadien, wie sie z. B. Fig. 3—6 in Taf. XI der VAN BENEDENschen Arbeit angedeutet sind, längst durchlaufen.

Ferner spricht gegen die VAN BENEDENsche Auffassung auch die von mir zuerst gefundene Tatsache, daß im Uterus bzw. speziell im Receptaculum seminis, also an dem Orte, wo die Befruchtung sich abspielt, sich überaus charakteristische Nährzellen, die nur Spermatosome vom »type conoide« in ungeheurer Anzahl beherbergen, sich befinden. Auf diese Verhältnisse werde ich später noch näher einzugehen haben.

Ein dritter und meines Erachtens nicht der unwichtigste Einwand aber ist die Anwesenheit eines von mir aufgefundenen Zellapparats, den ich als Spitzenstück des Spermatozoons bezeichne und weiter unten näher beschreiben will.

Ferner habe ich mehrfach an reifen Spermatozoen das Vorhandensein eines zarten Fadens beobachtet, der, von den Chromosomen ausgehend, in etwas schräger Richtung das Plasma durchzog, dessen äußere Begrenzung er meist zu überragen schien. Hier und da bemerkte ich an demselben zwei Verdickungen oder Körnchen (Taf. XX, Fig. 18). Wennschon es mir mit Rücksicht auf die Kernnatur des Glanzkörpers und die Anwesenheit des Spitzenstückes nicht gar zu gewagt erscheinen dürfte, in dem zuletzt erwähnten Gebilde ein dem Achsenfaden andrer Spermatozoen äquivalentes Gebilde zu erblicken, so möchte ich doch, wie ich schon anfangs ausgeführt habe, mit Rücksicht auf die Schwierigkeit einer derartigen Untersuchung, die insbesondere durch die Einlagerung von dunkelgefärbten Körnchen in die cytoplasmatische Substanz bedingt ist, mich äußerst vorsichtig ausdrücken, da die Möglichkeit einer Täuschung nach dieser Richtung nicht ausgeschlossen erscheint, zumal meine Hoffnung, Zentralkörper in der Spermatide, und zwar speziell in Verbindung mit jenem Fädchen nachzuweisen, sich trotz allem Bemühen nicht erfüllt. Alle Versuche in dieser Richtung scheiterten an dem Umstand, daß es zur Zeit kein spezifisches Färbemittel für Centrosomen gibt. Im basalen Teil des *Ascaris*-Spermatozoons sind so viele sich ähnlich dem Centriol färbende Gebilde, daß es unter keinen Umständen zu rechtfertigen wäre, selbst wenn sich die Bilder noch so verlockend präsentieren, in dieser Beziehung positive Angaben zu machen.

Nach meiner Darstellung würde sich das reife Spermatozoon, so weit wir es bis jetzt kennen, zusammensetzen aus den Kernelementen, bestehend aus dem spitzkugelförmigen, von einer Membran umschlossenen Glanzkörper, an dessen Spitze sich das Spitzenstück befindet, den basal hiervon gelegenen Chromosomen und einem Plasmamantel, der an dem dem Spitzenstück gegenüberliegenden Pole beträchtlich dicker erscheint und mit körnigen Einlagerungen versehen ist, und in dem an eben dieser Stelle ein vielleicht dem Achsenfaden entsprechendes Fädchen auftreten kann.

Das Spitzenstück.

In Fig. 20 und 21 der Taf. XX ist ein Bestandteil des *Ascaris*-Spermatozoons zu erkennen, welcher trotz den zahlreichen Untersuchungen an den Geschlechtszellen der Nematoden, der Aufmerksamkeit der Forscher bisher entgangen ist. Es handelt sich um ein an der Spitze des Spermatozoons gelegenes Gebilde, bestehend aus einer basal gelegenen kreisförmigen Platte, die an ihrer Peripherie etwas verdickt erscheint und einem sich aus dem Zentrum dieser Platte erhebenden Stifte, der an seinem distalen Ende knopfförmig verdickt ist.

Dieses Gebilde entsteht nach meinen Untersuchungen aus einem gegen Ende der Entwicklung der Samenzelle an deren Spitze auftauchenden, nicht färbbaren sphärenartigen Gebilde (Taf. XX, Fig. 12), dessen Herkunft festzustellen mir leider nicht möglich war.

An der Basis dieses hellen Bläschens sieht man des weiteren eine schmale stark färbbare Platte auftreten (Taf. XX, Fig. 13). Von der Mitte dieser Platte ragt im späteren Verlaufe der Entwicklung ein feiner Faden in das Innere der Sphäre hinein (Taf. XX, Fig. 13); dieser Faden trägt auf einem gewissen Stadium an seinem distalen Ende ein kleines Knöpfchen (Taf. XX, Fig. 14). Ob dieses Knöpfchen genetisch auf den Verbindungsfaden mit der Basalplatte zurückzuführen ist, ist nicht so leicht zu entscheiden, da diese Vorgänge ja nur an Schnittpräparaten zu studieren sind.

Einerseits kamen mir, wenn auch selten, Bilder zu Gesicht, die das Körnchen ohne Faden zeigen, die aber vielleicht durch schräge Schnittführung, wodurch der Faden eliminiert wurde, zu erklären sein könnten, anderseits waren Bilder, welche die Basalplatte in Verbindung mit dem Knöpfchen zeigten, relativ häufig zu sehen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nimmt die Basalplatte an Dicke und Färbbarkeit immer mehr zu (Taf. XX, Fig. 15, 16, 17), während der Faden mit dem Endknöpfchen ebenfalls unter Volumenzunahme bis zur Peripherie der Sphäre heranwächst. Hier — oft auch schon früher — beginnt sich die Form des helleren Teiles der Sphäre in degenerativer Weise zu verändern; er hängt dem nun nahezu ausgebildeten neuen Zellapparate zuletzt noch mützenartig an (Taf. XX, Fig. 17, 18), um schließlich ganz zu verschwinden (Taf. XX, Fig. 19). Das in Fig. 20 und 21, Taf. XX, dargestellte Gebilde hat offenbar den Grad der höchsten Vollendung erreicht. Eine weitere Formveränderung tritt nicht ein. Die Färbung des vorbeschriebenen Zellapparates nach Heidenhain differiert anscheinend nicht von der der Chromosome und unterscheidet sich lebhaft von der des Glanzkörpers, dem er ansitzt.

Das vorbeschriebene Gebilde glaube ich als Spitzenstück des *Ascaris*-Spermatozoons ansprechen zu dürfen.

Dafür spricht, abgesehen von seiner typischen Gestalt und seiner Lage am spitzen Ende des Samenkörpers, vor allem seine Entwicklung, die, soweit bekannt, in dem wesentlichen Punkte mit der anderer typischer Acrosome übereinstimmt, ferner auch die Art des Eindringens der Spermatozoen in das Ei, die ich später beschreiben werde, endlich, wenn auch indirekt, die Lagerung der Spermatozoen mit dem spitzen Ende in den von mir als »Nährzellen« angesprochenen Uterusepithelzellen (Taf. XXI, Fig. 43 und 44), kurz dieselben Verhältnisse, wie sie bei typischen Spermatozoen schon länger genauer bekannt sind.

II. Umwandlung des Spermatozoons im Ei.

1. Eindringen des Spermatozoons ins Ei.

Bevor ich den Umwandlungsprozeß des Samenkörpers im Ei behandle, ist die Frage zu erledigen, wie das Eindringen des Spermatozoons in das Ei vor sich geht. Über diesen Punkt sind die Ansichten der Autoren sehr verschieden. Diese Meinungsdifferenz geht Hand in Hand mit der differenten Auffassung über die äußere Beschaffenheit des befruchtungsfähigen Eies, insofern dasselbe mit einer Membran versehen sein soll oder nicht.

Auf die Verschiedenheit der Ansichten über die Beschaffenheit des Eies sind ebenfalls die sehr differenten Auffassungen über die Bildung einer Schutzvorrichtung gegen Polyspermie zurückzuführen. So läßt van Beneden das Spermatozoon eine Mikropyle seinen »bouchon d'imprégnation« aufsuchen, während nach O. Zacharias das Spermatozoon membranauflösende Eigenschaften besitzt.

Die van Benedensche Schutzvorrichtung gegen Polyspermie besteht erstens in der Eigenschaft des Samenkörpers, mit seiner hüllenlosen Basis an eine hüllenlose Stelle des Eies, also die Mikropyle, sich zu begeben und einzudringen, um dann, wenn es zur Berührung der Membranen des Eies und des Spermatozoons gekommen ist, zusammen mit seiner und der Eimembran zu einer einzigen zu verschmelzen. Diese so aus beiden Geschlechtszellen sich bildende »Membrane ovospermatique« ist es, die dem weiteren Eindringen von Spermatozoen Einhalt gebietet (van Beneden Fécondation S. 164). Nach meinen Untersuchungen existiert eine Membran im Sinne van Benedens am Spermatozoon nicht (s. S. 409). Auch Boveri bemerkt da, wo er dieser van Benedenschen Auffassung von dem Copulationsvorgange widerspricht, daß er die Existenz einer solchen Membran nicht habe konstatieren können.

Boveri nimmt an, daß ähnlich wie bei Eiern von anderen Tieren das Ei von *Ascaris* infolge des Copulationsaktes sofort auf seiner ganzen Oberfläche in der Weise verändert wird, daß die übrigen Spermatozoen am Eindringen in dasselbe verhindert werden.

Nach Kultschitzky entsteht die Eimembran infolge der Vereinigung des Sperma- und Eiprotoplasmas, während Poljakoff sogar sagt: »Der Samenkörper, der sich sofort nach seiner Berührung mit dem Ei nährt, bekleidet selbst das Ei mit der Membran.«

In einem andern Kapitel werde ich etwas näher auf die äußere Beschaffenheit des reifen Eies einzugehen haben; es genüge hier die Bemerkung, daß nach meinen Erfahrungen das reife Ei sowohl relativ hüllenlos, als auch mit einer sehr deutlichen Membran bekleidet sein kann. Was die Art des Eindringens angeht, so habe ich sowohl an Totalpräparaten wie auch an Schnitten verschiedenster Konservierung Bilder gesehen, die wohl kaum einen Zweifel darüber lassen, daß das Eindringen des Spermatozoons, wie dies nach dem Studium seiner Genese und der Anwesenheit des Spitzenstückes auch erwartet werden mußte, mit dem spitzen Ende erfolgt (Taf. XX, Fig. 25, 26, 27).

Äußerst selten kamen mir Bilder zu Gesicht, die nur das von den Autoren geschilderte Eindringen mit der Basis hätten illustrieren können. Ich muß es für wahrscheinlich halten, daß man hinsichtlich der Deutung der Bilder, die die Spermatozoen mit ihrer Basis der Außenfläche der Eier anhaftend zeigen, einer Täuschung unterworfen war.

Es ist naheliegend, daß die in der Umgebung des Eies zahlreich vorhandenen Spermatozoen dieses von allen Seiten berühren und ihm auch mit dem weichen (stumpfen) cytoplasmatischen Ende anhaften.

Solche Bilder aber sind ebenso häufig an befruchteten wie unbefruchteten Eiern zu sehen. Ich muß es aber nach meinen Beobachtungen für unwahrscheinlich halten, daß das Eindringen des Spermatozoons wirklich mit dem stumpfen Ende voran erfolgt.

Eine Befruchtung durch ein Spermatozoon ohne Glanzkörper ist von mir nie beobachtet worden. Vielmehr fand ich sowohl am Orte der Befruchtung, wie auch im eben befruchteten Ei immer nur wohl ausgebildete typische Spermatozoen, wie ich sie im ersten Teile meiner Abhandlung als solche beschrieben und abgebildet habe. Im übrigen betone ich nochmals, daß »type campanuliforme« und »pyriforme« bereits im Besitze des »corps réfringent« bzw. eines dem corps réfringent identischen Körpers sind und somit keine prinzipiell abweichende Form darstellen.

2. Das Spermatozoon im Ei.

a. Während seiner Wanderung zum Eizentrum.

Sobald das Spermatozoon die Eiperipherie durchbrochen hat, wandert es nach der übereinstimmenden Schilderung aller Autoren in der Stellung, daß es mit der Spitze der Peripherie des Eies, mit der Basis der Eimitte zu gerichtet ist, dem Eizentrum zu, wo seine hauptsächliche Umbildung zum Spermakern vor sich geht.

Auch nach meinen Untersuchungen spielt sich die Wanderung des Spermatozoons in der von den Autoren beschriebenen Lagerichtung ab, mit einem Unterschiede, der aus der von mir beobachteten Art des Eindringens mit dem Spitzenstück sich ohne weiteres ergibt.

Das Spermatozoon macht nämlich, ehe es die in der geschilderten Weise verlaufende Wanderung antritt, eine Drehung um seine Querachse durch, wie sie auch bei andern Tieren nach dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei vor sich geht. Die Tatsache dieser Drehung des Spermatozoons, die somit einen weiteren Vergleich dieses Samenkörpers mit dem normalen Samenkörper andrer Tiere ermöglicht, ist durch die Fig. 27, 28, 29 zur Anschauung gebracht. Es ist dieser Vorgang meiner Ansicht nach auch ein indirekter Beweis für das Eindringen des Samenkörpers mit der Spitze. Denn dränge das Spermatozoon mit der stumpfen Basis ein, wären Bilder, die das Spermatozoon in tangentialer Lage im Eidotter zeigen, unerklärlich, es sei denn, man nehme an, das Spermatozoon mache, nachdem es mit der stumpfen Basis nach seinem Eindringen dem Mittelpunkt zugekehrt ist, eine gänzlich zwecklose Drehung, um sich nachher wiederum in seine alte Stellung zu begeben.

Daß übrigens auch van Beneden solche Bilder durchaus nicht selten vorgekommen sind, zeigen seine Figuren 9, 10, 14 und 15 auf Taf. I, S. 410, sowie seine dazu gemachte Bemerkung: »Le spermatozoide qui était resté pendant un certain temps adhérent à la membran de l'oeuf par l'extremité de sa queue et qui, dans beaucoup si non dans tous les oeufs, s'était si je puis ainsi exprimer couché sous la membrane, son axe étant dirigé non pas normalement, mais plutôt tangentiellement à la surface du vitellus se rapproche progressivement du centre de l'oeuf.«

Was weiterhin die Veränderungen des Spermatozoons auf dem Wege zum Eizentrum anbetrifft, so haben meine Untersuchungen auch hier zu Resultaten geführt, die zum Teil wesentlich von denen andrer Autoren verschieden sind. Ich komme zuerst auf den Glanzkörper zu sprechen, dem ich nach meinen spermatogenetischen Befunden erhöhte Aufmerksamkeit schenken mußte. War dieser Körper wirklich nucleärer Herkunft, so mußte er, was mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, bei der Bildung des Spermakerns verwendet werden; er konnte kaum zweck- und spurlos verschwinden, wie dies angenommen wird.

Die spitzkugelförmige Gestalt des Glanzkörpers geht, wie dies aus den Fig. 27—30, Taf. XX, sowie Fig. 32—35, Taf. XXI ersichtlich ist, allmählich in ausgesprochene Kugelform über. Gleichzeitig mit dieser Gestaltsveränderung erleidet die von einer Membran eingeschlossene, homogen erscheinende Glanzkörpermasse eine merkwürdige Modifikation. Diese Metamorphose geht in der Weise vor sich, daß die homogene kompakte Substanz des Glanzkörpers sich in kleine Körnchen auflöst.

Dieser Vorgang erfolgt nicht plötzlich, sondern nimmt geraume Zeit in Anspruch. Er stellt sich dem Auge in der Weise dar, daß zuerst an der inneren Peripherie der Membran des Glanzkörpers kleine Körnchen auftreten (Taf. XX, Fig. 28 und Taf. XXI, Fig. 33). Diese Körnchenmasse nimmt, je näher der Samenkörper sich dem Eizentrum nähert, zu, und zwar auf Kosten der zentral von ihr gelegenen homogenen Masse (Fig. 27—30 und Fig. 33—37). Da sich dieser Auflösungsvorgang innerhalb einer geschlossenen Membran abspielt, so kann die Identität dieser feinkörnigen Masse mit der homogenen Glanzkörpermasse nicht angezweifelt werden.

Der oben geschilderte Prozeß geht so lange weiter, bis der von der anscheinend noch intakten Membran des Glanzkörpers umschlossene Raum mit einer feinen körnigen Substanz erfüllt ist (Fig. 38), die sich gegen die Chromosome, auf deren Verhalten ich unten eingehen werde, durch die Färbung scharf abhebt. Zuweilen scheint es, als ob ein Rest des Glanzkörpers von kugeliger Gestalt nicht aufgelöst, sondern ins Eiplasma ausgestoßen werde. Ich habe wenigstens mehrfach Bilder gesehen, die ein solches Kügelchen neben dem sich zum Spermakern umbildenden Spermatozoon, mehr oder weniger weit von der Eiperipherie entfernt liegend, zeigen. Eine derartige Beobachtung ist übrigens von van Beneden und andern Autoren ebenfalls gemacht worden.

Was das Cytoplasma des Spermatozoons angeht, so wird es auf dem Wege bis zum Mittelpunkt des Eies immer undeutlicher, insbesondere erscheint die Umhüllung des basalen Teiles, der den Chromosomen anliegt, feinkörniger, zarter, die Umrisse desselben unregelmäßiger und die Masse verringert (Fig. 34—36, Taf. XXI). Die Beobachtungen van Benedens, daß das Cytoplasma des Spermatozoons, sobald es mit dem Ei in Berührung gekommen ist, sich mit Karminfarben intensiver als das Plasma des freien Spermatozoons färbe, in so charakteristischer Weise, daß man diese Eigenschaft gleichsam wie eine chemische Reaktion zur Unterscheidung des freien Spermatozoons von copulierten benutzen könne, kann ich nicht bestätigen. Vielleicht handelt es sich bei der Beobachtung dieser scheinbaren Reaktion des Spermaplasmas um einen Irrtum, indem die sich auflösende Glanzkörpermasse zum Teil für Cytoplasma gehalten wurde. Hierzu würde auch die Annahme von van Beneden stimmen, daß sich die Plasmahülle des Glanzkörpers nach dem Eindringen verdicke. Und in der Tat sind diese Verhältnisse an mit Karmin gefärbten Objekten und zumal an Totalpräparaten weit weniger deutlich zu beobachten.

Die Chromosome blieben während des Verlaufs der hier beschriebenen Vorgänge zunächst anscheinend unverändert an ihrer früheren Stelle, der Basis des Glanzkörpers, liegen. Es ist indes hervorzuheben, daß man sie nunmehr fast immer durch einen deutlichen Zwischenraum voneinander getrennt findet. Dieser Ruhezustand nimmt indes ein Ende, sobald die Umwandlung des Glanzkörpers ganz oder teilweise abgeschlossen ist.

Man sieht in diesem Stadium die beiden Chromosome ihre Lage in der Weise verändern, daß sie die hintere Grenze des Glanzkörpers überschreiten (Taf. XXI, Fig. 36).

Im weiter fortgeschrittenen Stadium sieht man dann die Chromosome weiter innerhalb der achromatischen Kernmasse, der umgewandelten Glanzkörpersubstanz, liegen (Fig. 37, 38, Taf. XXI), und schließlich rücken sie bis in die Mitte des Kernraumes vor (Fig. 39. Taf. XXI).

Es liegen jetzt ungefähr im Eizentrum die beiden Chromosome. um sie herum das Achromatin, das jedenfalls noch von einem Rest des männlichen Cytoplasmas umgeben ist, der indes infolge der Verschmelzung mit dem Ooplasma nicht immer als solches sicher zu unterscheiden ist, zumal um diese Zeit die Membran des ehemaligen Glanzkörpers anfängt undeutlicher zu werden (Fig. 38 und 39).

Wir haben jetzt die notwendigsten Bestandteile für die Bildung des Spermakerns, und zwar sind es dieselben, die vor der Bildung des reifen Spermatozoons den Spermatidenkern dargestellt haben. Es fragt sich jetzt, wie die hier vertretene Auffassung zu derjenigen andrer Autoren sich verhält.

Nach deren Ansicht liegt das seines Glanzkörpers verlustig gegangene Spermatozoon, bestehend aus Chromatin und einem Plasmamantel, in der Mitte des Eies. Aus diesem Chromatin und dem Cytoplasma baut sich der männliche Kern auf. Boveri leitet die Flüssigkeit zur Bildung der Kernvacuole aus dem protoplasmatischen Anteil des Spermatozoons her, und es dringe diese Flüssigkeit auch »wahrscheinlich aus dem Eiprotoplasma durch die Hülle hindurch« (Boveri, Zellenstudien, Heft 2, S. 43). Interessant erscheint mir in dieser Hinsicht eine Bemerkung van Benedens (van Beneden, Fécondation p. 307): »L'analogie avec ce qui passe dans l'œuf nous porte à supposer que, en ce qui concerne le pronucleus mâle les elements achromatiques qui forment une couche bien delimitée autour de la masse chromatique ont, comme ceux du pronucleus femelle, une originelle nucléaire.« Indes da, wie gesagt, außer dem »noyau chromatique« nur Protoplasma zur Verfügung zu stehen schien, sah sich van Beneden gezwungen, dies Protoplasma als Quelle der achromatischen Kernsubstanz anzunehmen, und zwar denjenigen Teil, den er als »couche périnucléaire« bezeichnet.

Ich halte es für am Platze, ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß sich van Beneden offenbar der Schwäche dieses Punktes seiner Darstellung wohl bewußt scheint. Er glaubt, daß hier nur eine spermatogenetische Untersuchung die nötige Aufklärung bringen könne (van Beneden, Fécondation p. 307): »Il resterait pour être bien édifié sur la valeur et l'origine de cette couche périnucléaire a faire l'étude de la spermatogénèse. Il y a longtemps que j'ai entrepris des recherches sur cet objet; mais je ne suis encore arrivé à aucun résultat quant à la question de l'origine de la couche périnucléaire.«

Ich erwähne hier, daß die im ersten Teil dieser Abhandlung angeführte spermatogenetische Untersuchung von van Beneden und Julin erst später vorgenommen wurde. Wie nahe eigentlich van Beneden der Wahrheit war, ehe er mit Julin die Untersuchung der Genese des *Ascaris*-Spermatozoons vornahm, soll unten noch näher erörtert werden. Zunächst muß ich nochmals auf den Glanzkörper zurückkommen. Bei der Klarheit der von mir erhaltenen, offenbar das Gegenteil demonstrierenden Bilder war mir die Deutung der Autoren von einem Verschwinden bzw. einem Entarten jenes markanten Gebildes schwer verständlich. Offenbar hat man dem Glanzkörper deshalb sehr geringe Beachtung geschenkt, weil man ihn nach den van Benedenschen Befunden für ganz funktionslos beim Befruchtungsprozeß ansah. Boveri sagt darüber in seinen Zellenstudien, II., S. 19: »Während das Keimbläschen, welches im nicht copulierten Ei eine annähernd zentrale Lage einnimmt, nach der Besamung unter allmählicher Bildung der ersten Richtungsspindel an die Oberfläche emporsteigt, dringt das Spermatozoon immer tiefer ins Innere vor, bis es nun seinerseits den Mittelpunkt des Eies erreicht hat, wo es bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers verweilt. Die Veränderungen, die es während dieser Periode erleidet, hat van Beneden so vorzüglich beschrieben, daß ich seiner Schilderung nichts zuzufügen wüßte. Auch ich bin gleich ihm zu der Überzeugung gelangt, daß diese Umbildungen im Sinne einer langsamen Entartung und Auflösung aufzufassen sind.«

Van Beneden sagt in bezug auf diese Vorgänge: »Ce corps réfringent de la queue commence à diminuer de volume, aussitôt áprès la penétration. Le réfringent diminue rapidement de volume: il perd sa forme conoide et devient globulaire. Le contour du corps réfringent quelque soit sa reduction, reste toujours très net et bien regulier de sorte que l'on pourrait croire à une dissolution de sa substance. Mais je ne pense pas, qu'il s'agisse là d'un phénomène de dissolution où de resorption, en fur à mesure que le corps réfringent diminue de volume la queue se remplit d'une substance claire et finement granulée. Je pense, que cette substance est un produit de transformation du corps réfringent« (Fécondation, p. 242). Die hier wiedergegebene Stelle von VAN BENEDEN zeigt, daß seine Beobachtung über das Schicksal des Glanzkörpers mehr mit meinen Untersuchungsresultaten hinsichtlich der Persistenz der Glanzkörpersubstanz übereinstimmt, und ich mich insofern ihm und nicht der oben zitierten Auffassung BOVERIS anschließen muß.

b. Die Bildung des Spermakerns.

Zuletzt sahen wir im Zentrum des Eies das umgewandelte Spermatozoon liegen in Gestalt eines kugeligen Kerns, um den eine dünne Plasmaschicht lagert. Der Kern besteht aus der als chromatische Substanz angesprochenen, durch Umwandlung des Glanzkörpers entstandenen Masse und den zentral gelegenen Chromosomen, um die zu dieser Zeit eine »Vacuole« sichtbar wird (Fig. 38, Taf. XXI). Die Chromosome beginnen nunmehr, nachdem sie sich etwas in die Länge gestreckt haben (Fig. 39 und 40), feine Ausläufer in die achromatische Kernmasse auszusenden. Indem dieser Prozeß, der im einzelnen nicht leicht zu verfolgen ist, eine Zeitlang fortdauert, bildet sich eine Art Netzwerk von Chromatinsträngen innerhalb des Kernraumes, und so sieht man schließlich den Spermakern vor sich (Fig. 41, Taf. XXI).

Ich habe diesen Prozeß nur ganz flüchtig skizziert, weil hierbei meine Beobachtungen mit denen der früheren Autoren übereinstimmen, und zwar ganz besonders mit den ausgezeichneten Untersuchungen BOVERIS, und erlaube ich mir daher bezüglich dieser Vorgänge auf die Arbeit des genannten Forschers hinzuweisen, die ich nur bestätigen konnte.

Dies gilt mit der aus dem Vorhergehenden sich ergebenden Einschränkung, daß BOVERI zum Aufbau des Spermakerns das Material aus dem Plasma des Spermatozoons und des Eies herleitet, während es nach meinen Beobachtungen aus der im Glanzkörper erhaltenen achromatischen Kernsubstanz der Samenzelle herrührt. Außerdem möchte ich, wie aus meiner Darstellung ja auch wohl hervorgeht, nochmals hervorheben, daß die Chromosome, die das Chromatin des Spermakerns liefern, bis zum Beginn der Netzwerkbildung durchaus ihre regelmäßige Anordnung beibehalten. — Auch hinsichtlich des Verhaltens des Cytoplasmas, das den Spermakern umgibt, kann ich nur die Beobachtungen BOVERIS bestätigen: Das männliche Cytoplasma liegt, sobald der Kern sich seiner entledigt hat (BOVERI, Zellenstudien, Heft 2, Taf. I, Fig. 12), frei im Ooplasma (BOVERI, Zellenstudien, Heft 2, Taf. II, Fig. 31); hier scheint es sich aufzulösen.

Nicht selten aber hängt es dem »Archoplasma« an, sofern dasselbe sich in diesem Stadium um den Spermakern konzentriert hat (Boveri, Zellenstudien, Heft 2, Taf. II, Fig. 27). In andern Fällen war es mir überhaupt nicht möglich, weder um den Samenkern noch im Ooplasma das männliche Zellplasma mit Sicherheit nachzuweisen. Möglicherweise geht es bald, früher oder später, mit dem Teil des weiblichen Cytoplasmas, das Boveri »Archoplasma« benannt hat, und das eine so wichtige Rolle bei den folgenden Prozessen spielt, ganz oder teilweise eine Vereinigung ein, so daß auch das Cytoplasma der männlichen Geschlechtszelle bei der Bildung der Furchungsspindel eine Rolle spielen wird. Dieser Annahme dürfte auch die Tatsache, daß Boveri ein einziges Mal einen spärlichen Rest des Plasmamantels in einem Ei fand, in welchem die erste Furchungsspindel sich schon ausbildete, nicht widersprechen.

Ein interessanter Fall von Polyspermie.

Fälle von Polyspermie bei Eiern von *Ascaris megalocephala* sind bekannt. Van Beneden kennt sechs Fälle von Eiern mit zwei Samenkörperchen.

Zacharias hat Eier mit sechs bis zehn Spermatozoen gesehen; sie sind seiner Ansicht nach gleichmäßig eingedrungen. Boveri sagt, daß er nur zwei Eier mit mehr als einem Spermatozoon angetroffen habe und zwar enthielten beide Eier deren zwei. Die Frage, ob die in Überzahl eingedrungenen Spermatozoen eine entsprechende Anzahl Spermakerne bilden, bleibt offen.

Über die Ausbildung von mehr als einer Richtungsspindel ist in dieser Richtung meines Wissens nichts bekannt, insbesondere nicht, ob eventuell in einem überfruchteten Ei sich auch mehrere Eikerne ausbilden können.

Die erstere Frage gelang — wenigstens bei künstlich durch Kälte beeinflußten Eiern — Sala zu entscheiden, da er in solchen Eiern die Entwicklung mehrerer Spermakerne beobachtete. Solche Eier enthielten aber nur einen Eikern.

Eier mit mehreren Eikernen entstanden, wie Sala beobachtet hat, nur durch Verschmelzung zweier normaler Ureier und ferner durch sekundäre Vereinigung mehrerer der Kälte ausgesetzter Eier.

Demnach dürfte der von mir Taf. XX, Fig. 31 zur Abbildung gebrachte Fall von Polyspermie neu sein, insofern es sich hier um zwei sich bis jetzt normal umbildende Spermatozoen und zwei typische Richtungsspindeln handelt, in einem nicht pathologisch veränderten Ei.

Nährzellen im Uterus der Ascaris megalocephala.

Vergleichen wir einen Querschnitt des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparates bzw. der Vesicula seminalis und des Uterus mit Bezug auf das allgemeine Verhalten der männlichen Geschlechtszellen miteinander, so fällt uns als erstes wohl die Verschiedenheit der Lagerung derselben in beiden Organteilen auf.

Erfüllten die Spermatiden beim Männchen das Lumen der Samenblase hauptsächlich, so haben sie im Uterus eine wandständige Stellung eingenommen und zwar befinden sie sich in auffälligem Kontakt mit den großen papillenförmigen Epithelzellen des Uterus.

Im Uterus ist nur insofern ein Unterschied in der Lagerung der Samenzellen vorhanden, als sich die Spermatozoen da, wo er in den Oviduct übergeht, in unverhältnismäßig viel größerer Anzahl zusammengedrängt finden als auf dem Wege, den sie zuvor durchwandert haben müssen. Dieser innige Zusammenhang mit dem Wandepithel des Uterus hatte manche Forscher zu der jetzt als irrig erkannten Ansicht geführt, diese Gebilde seien Zellfortsätze. Bischoff stützt sich noch bei dieser Behauptung auf »die ersten Mikroskopiker« seiner Zeit.

H. Munk ist es wiederum, der dieser Anschauung entgegentritt; er findet, daß die »zähe, klebrige« Beschaffenheit des feinkörnigen basalen Endes die beschriebene Erscheinung bedingt, und er weist darauf hin, daß man an schon befruchteten Eiern in derselben Weise Samenkörperchen angeklebt findet.

Van Beneden ist es dann zuerst wieder, der in seinen ausführlichen Untersuchungen über die Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala* diese Verhältnisse des näheren studiert und physiologisch zu begründen versucht hat. Er wirft die Frage auf, wie es zu erklären sei, daß die Spermatozoen in so ungeheurer Anzahl wohlbehalten in das »Receptaculum seminale« gelangen konnten, ohne vorher von der Strömung der das Lumen des Uterus anfüllenden Eier auf dem relativ weiten Wege von der Scheide bis zum Oviduct mitgerissen worden zu sein. Die Beantwortung dieser Frage sieht van Beneden in der Struktur der Uterusepithelzellen gegeben. Ihre Größe, ihre bauchige Form und ungleiche Länge, diese Eigenschaften ließen ihn der Wahrscheinlichkeit Ausdruck geben, daß es sich hier um Fixierung von Bewegungszuständen des Cytoplasmas handelt. Er vermutet, daß die Papillen plötzlich in das Lumen des Uterus gleichsam zur Errettung der Spermatozoen, die in Gefahr sind, von dem Strome der ihnen entgegenkommenden Eier mitgerissen zu werden, hineinschnellen und beladen mit Spermatozoen wieder eingezogen werden können. Zweifellos, meint van Beneden, suchen Samenkörperchen, die in Gefahr sind wieder nach außen befördert zu werden, die intercellularen Furchen zu gewinnen. Diese Ansicht scheint auch von Vogt und Yung adoptiert worden zu sein. Es heißt in ihrem Lehrbuche: »Man trifft auf der ganzen Länge des Uterus Spermatozoen von verschiedenster Gestalt an, die amöbenartige Bewegungen ausführen und in der Röhre emporsteigen, indem sie sich der Epithelfalten als Stufen bedienen. Da Wimperhaare nicht existieren, so würden diese Spermatozoen von der herabsteigenden Strömung der Eier mitgerissen, wenn sie nicht eine besondere Vorrichtung am Epithel finden, dessen tiefe Furchen sie schützen.«

Es schien mir von vornherein nicht recht wahrscheinlich, daß einerseits dem Epithel des Uterus die ihm von van Beneden zugeschriebene Rolle zukomme, während sich anderseits die Samenzellen relativ passiv verhalten sollen. Auch der Stufentheorie von Vogt und Yung, insofern sie einzig oder doch hauptsächlich das Verhalten der Spermatozoen erklären soll, stand ich ziemlich skeptisch gegenüber.

Die große Wahrscheinlichkeit, daß auch das Spermatozoon einer Ernährung bedarf, und zu diesem Zwecke häufig mit Zellen der Eierstockwand in Beziehung tritt, brachte mich auf den Gedanken, daß auch diese innige Vereinigung der Epithelzelle mit dem *Ascaris*-Spermatozoon möglicherweise mit einem solchen Prozeß der Hauptsache nach in Zusammenhang stehen könne.

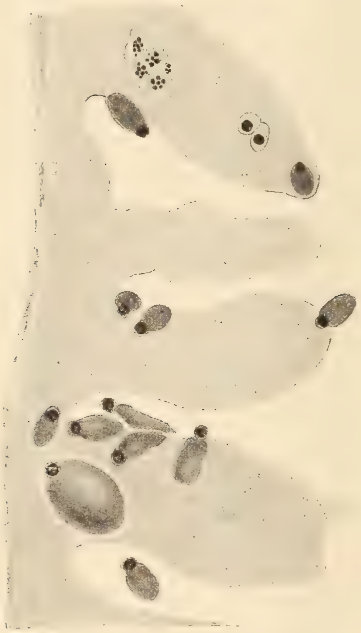
Wir wissen, daß die männlichen ebenso wie die weiblichen Geschlechtszellen der Nematoden in ihren jüngsten Stadien mit einem axial in den Geschlechtswegen verlaufenden Strang, den wir Rhachis nennen, in Verbindung stehen. Daß dieser Strang nutritive Bedeutung hat, erscheint nicht zweifelhaft. Für die weitere Ernährung kommt dann möglicherweise den eigentümlich gestalteten, in ihrem Bau an das Uterusepithel erinnernden Wandzellen der Samenblase, nutritive Bedeutung zu. Auch nach H. Munks Auffassung machen sie den Eindruck secernierender Zellen.

Ich habe daher den Uterus mit Bezug auf das Verhältnis der Samenzellen zu dem Wandepithel einer genaueren Untersuchung unterzogen, und es gelang mir in der Tat, den Beweis zu erbringen, daß die auf rein theoretischen Erwägungen beruhenden Vermutungen das Richtige trafen: Fig. 42, Taf. XXI, stellt einen Schnitt durch das »Receptaculum seminis« des Uterus dar. Durch etwas schräge Schnittführung sind die Wandzellen des Uterus in größerer Anzahl getroffen. Im Lumen liegt eine Anzahl copulationsfähiger Eier. Es fällt zunächst die außerordentlich charakteristische rosettenförmige Anordnung von zahlreichen punktförmigen Gebilden auf, die sich von dem hellen Plasma der Epithelzellen, um die sie sich gruppiert haben, scharf abheben. Betrachtet man eine Partie davon bei starker Vergrößerung (Leitz, Oc. III, Ölimmersion 1/12), so erblickt man ein Bild, wie es Fig. 43 zeigt. Ich möchte es ohne weiteres mit einem Cytophor vergleichen, wie er aus der Spermatogenese mancher Tiere bekannt ist. Wir sehen, daß die Rosetten des Übersichtsbildes (Fig. 42) durch die charakteristische Verbindung der Spermatozoen mit dem Epithel, das wir auf dem Querschnitt vor uns haben, hervorgebracht werden. Mit dem spitzen Vorderende, ich möchte dies besonders mit Rücksicht auf die von mir vertretene Auffassung von der Natur des *Ascaris*-Spermatozoons hervorheben, mit dem spitzen Vorderende haften die Spermatozoen fest an den Zellen des Uterusepithels an oder sind, wie ich glaube, sogar in das Cytoplasma versenkt, denn die Konturen der eingesenkten vorderen Partie lassen sich tatsächlich von dem umgebenden Cytoplasma der Epithelzellen nicht unterscheiden; der basale, von mir als Hinterende des Spermatozoons aufgefaßte und durch die tiefschwarzen großen Chromosome kenntliche Teil der Spermatozoen ist durchweg extracellulär gelegen. Die in der Peripherie der Epithelzellen gelegenen, durch ihre intensive Färbung in die Augen fallenden kleinen Körnchen sind offenbar Nahrungsstoffe.

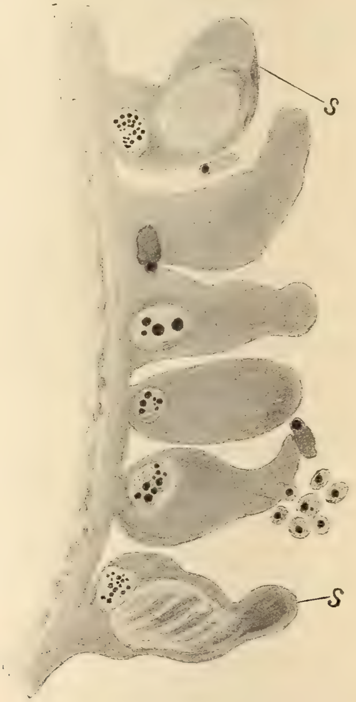
Wenn die von mir als Nährzellen aufgefaßten Zellen des Uterusepithels in den Fig. 42 und 43 als Plasmamassen erscheinen, mit denen die umliegenden Spermatozoen in Beziehung treten, so liegt dies nur an der Führung des Schnittes, der tangential zur Uteruswand geführt wurde.

Als »Nährzellen« fungieren nach meinen Erfahrungen bei *Ascaris* nur Wandepithelzellen, die meist im Besitz mehrerer Kerne sind, die, wie es den Anschein hat, durch direkte Teilung entstanden sind, was sich vielleicht durch die starke Inanspruchnahme der Zellen erklären läßt. Sind doch, wie eine nähere Untersuchung zeigt, die zungenförmig vorgestreckten Epithelzellen mit Spermatozoen wie bespickt, und es hat häufig den Anschein, als ob die Spermatozoen sich gegenseitig zu verdrängen suchten, denn man sieht oft zwei und mehr Reihen Spermatozoen die Epithelzellen umlagern (Taf. XXI, Fig. 44).

Haben sich die Spermatozoen genügend mit Nährsubstanz versorgt, so dürften sie das Epithel verlassen und sie finden sich dann frei zwischen den Epithelzellen (Fig. 43). Es will mir scheinen, als ob ihre pralle Beschaffenheit und intensive Färbung ihren guten Nährzustand andeutete. Hier und da sieht man an geeigneten Schnitten auch die Nährzellen lediglich von einigen Rückzüglern besetzt; anders scheint mir, ist das nebenstehende Bild (Textfig. 1) kaum zu deuten.



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Drüsenzellen im Uterus.

Bei Untersuchung der Nährvorrichtungen des *Ascaris*-Spermatozoons fand ich Zellen, die in ihrer Struktur sich wesentlich von den übrigen Wandzellen unterscheiden, Zellen, die das Bild typischer Drüsenzellen darbieten.

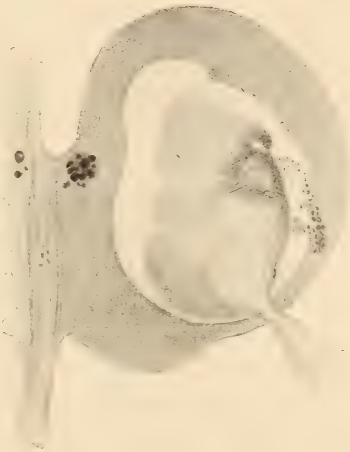
Die Form dieser Zellen ist nicht konstant und anscheinend von der der übrigen Wandzellen nicht wesentlich verschieden; bald kugelig, bald langgestreckt, bald an der Basis bauchig, während die Spitze zungenförmig in das Innere vorgestreckt ist (Textfig. 2 *S* und Texfig. 3).

Diese Drüsenzelle ist charakteristisch durch eine färberisch

(Heidenhains Eisenhämatoxylinmethode) fast plastisch hervortretende intracelluläre Differenzierung von teils fädigem, teils körnigem Aussehen, die als zähschleimige Masse ausgestoßen wird (Textfig. 3). Die Drüsenzelle erinnert an eine »Becherzelle«. Der kernhaltige Teil ist fußständig gelegen, nach dem Lumen des Uterus zu wird die reife Zelle von einem relativ schmalen, sich deutlich von der mit Sekret erfüllten Höhlung abhebenden Plasmasaume begrenzt. Es gelingt bei einiger Ausdauer die verschiedensten Stadien solcher Zellen zu Gesicht zu bekommen. Textfig. 2 *S* zeigt zwei Drüsenzellen in der »Reifungsphase«, Textfig. 3 eine solche in der »Entleerungsphase«. Das Sekret wird durch einen feinen Kanal in das Lumen des Uterus entleert.

Diese Drüsenzellen sind nach meinen Befunden zwischen die übrigen Epithelzellen derart eingelagert, daß auf einer großen Anzahl Nährzellen — die Zahl ist anscheinend sehr variabel — eine oder mehrere Drüsenzellen folgen (Textfig. 2).

Bezüglich der Funktion der Drüsenzellen möchte ich die Vermutung äußern, daß sie möglicherweise ein zur Bildung der Eimembran dienendes Sekret abscheiden. Um in dieser Frage klar sehen zu können, scheint es mir am Platze zu sein, kurz zu rekapitulieren, was über die Entstehung der Eimembran bekannt ist.


Textfig. 3.

Bei dem Studium der diesbezüglichen Literatur fällt bald auf, daß selbst bei sehr kompetenten Forschern über die äußere Beschaffenheit des copulationsfähigen Eies schon seit altersher Meinungsverschiedenheiten vorhanden sind. So findet die Angabe der einen, daß das Ei vor der Befruchtung von einer Membran umschlossen sei (Meissner, Bagge, Reichert, Schneider), viele Gegner (Nelson, Thompson, Bischoff u. a.). Die Befunde dieser Autoren sind in übersichtlicher Weise in der Monographie van Benedens zitiert (S. 99—104). Vor allem tritt dann van Beneden der Behauptung Meissners, die Nematodeneier seien da, wo sie sich von der Rhachis losgelöst, mit einer Mikropyle versehen, entgegen; gleichwohl nimmt auch dieser Forscher das Vorhandensein eines allerdings von MEISSNERS Mikropyle genetisch zu unterscheidenden »bouchon d'imprégnation« an, der ebenfalls eine Unterbrechung der nach ihm erst am befruchtungsfähigen Ei entstehenden Membran darstellt.

CLAPARÈDE bemerkt, daß schon eine Eihülle am copulationsfähigen Ei vorhanden sei, die etwas konsistenter als Plasma sei, den Namen »Membran« aber nicht verdiene.

Nach O. ZACHARIAS besitzt das copulationsfähige Ei ebenfalls eine geschlossene »Perivetillinmembran«; diese Membran verstärke sich nach dem Eindringen des Samenkörpers zu einer Maximaldicke von 0,0075 mm. Er betont aber ausdrücklich, daß sich auch solche Eier mit einer Membran umgeben, welche nicht befruchtet worden sind.

Der Vollständigkeit halber füge ich hier hinzu, daß die VAN BENEDENsche Anschauung über das Vorhandensein einer Mikropyle heute abgetan ist; die vermeintliche Mikropyle ist offenbar, wie auch schon BOVERI bemerkt, arteficieller Natur.

Aus dieser ganzen Literaturbetrachtung geht wohl zur Genüge hervor, daß die Verhältnisse der äußeren Beschaffenheit des befruchtungsfähigen Eies nicht so schematisch aufzufassen sind.

Die einen Autoren sagen, das befruchtungsfähige Ei ist hüllenlos, die andern, es ist im Besitze einer Membran.

ZACHARIAS kommt meiner Ansicht nach der Wahrheit, die wohl auch hier wieder in der Mitte liegt, am nächsten. Auch ich habe ähnliche Beobachtungen gemacht, speziell habe ich mehrfach unbefruchtete Eier im Besitze einer deutlichen Membran gesehen. Und da nun bei der Bildung dieser Membran das Spermatozoon als Hauptfaktor offenbar nicht in Betracht kommen kann, stehe ich nicht an die Frage aufzuwerfen: Hat die von mir oben beschriebene Drüsenzelle nicht vielleicht einen Hauptanteil an der Bildung der Eimembran, und zwar der primären wie der sekundären?

Die Vermutung, daß Drüsenzellen die sekundäre Eihülle liefern, wird übrigens in dem Lehrbuche von VOGT und YUNG ausgesprochen.

Durch eine derartige Erklärung würden sich viele scheinbare Widersprüche der Autoren ungezwungen erklären lassen.

Marburg, im Februar 1904.

Literaturverzeichnis.

M. Aders, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cölenteraten. Zoolog. Anz. XXVI. Bd. 1903.

L. Auerbach, Spermatologische Mittheilungen. 72. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterl. Kultur. Breslau 1894.

van Beneden, Recherches sur la maturation de l'œuf, le fécondation et la division cellulaire. Leipzig 1883.

van Beneden et Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride megaloceph. Bull. Acad. Roy. Belg. 3e sér. Tom. VII. 1884.

Boveri, Zellenstudien. I—IV. Jena 1887, 1888, 1890, 1901.

A. Brauer, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.

v. Erlanger, Über die Befruchtung und Teilung des Ascaris-Eies. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.

W. Flemming, Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozoen bei Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. XXXI. Bd. 1888.

C. Fürst, Über das Centrosom bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898.

J. H. Mc Gregor, The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.

K. Grobben, Über die Anordnung der Samenkörper zu Bündeln im Hoden vieler Thiere sowie deren Ursache. Zool. Anz. XXII. Bd. 1899.

W. Görich, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.

Hansemann, Über Centrosomen und Attractionssphären im ruhenden Kern. Anat. Anz. 1893.

O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv für mikr. Anat. XXXVI. Bd. 1890.

—— Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892—1898.

A. Kölliker, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Diese Zeitschr. VII. Bd. 1856.

E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1902.

E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 1889.

Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1887.

Lenhossék, Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. LI. Bd. 1898.

N. Löwenthal, Die Spermatogenese bei Oxyuris ambigua. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. VI. Bd. 1889.

Moszkowski, Zur Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIX. 1902.

H. Munk, Über die Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei Nematoden. Diese Zeitschr. IX. Bd. 1858.

P. Poljakoff, Biologie der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI u. LVII. 1901.

Sala, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895.

A. Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866.

—— Über die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. 1880.

C. Schneider, Vergleichende Histologie der Tiere. Jena 1902.

C. Tönniges, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.

Vogt u. Yung, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. I. Bd.

Waldeyer. »Die Geschlechtszellen«. Aus dem Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. I. u. IX. Lieferung. Jena.

O. Zacharias, Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. XXX. Bd. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Die Untersuchung wurde mittels eines Leitzschen Mikroskops, der homogenen Öl-Immersion 1/12, sowie den Ocularen I und III und den Compensationsocular 12 ausgeführt.

Die Figuren wurden mit dem Zeichenapparate auf den Tisch entworfen bei regulärer Tubushöhe. Fig. 1—15 sind mittels Öl-Immersion 1/12 und Ocular III skizziert, ebenso Fig. 16—23, die nachträglich um sich selbst vergrößert wurden.

Fig. 24—28 sind mit Immersion und Ocular I gezeichnet, Fig. 29—40 mit System VII.

Die Fig. 40—45 sind der Kleinheit der Darstellung halber nachträglich vergrößert worden. Als Maßstab dienen die vorhergehenden Bilder sowie Fig. 46, die unter Benutzung System VII und Ocular I entworfen wurde.

Tafel XX.

Fig. 1 stellt ein Spermatid dar nach Verschwinden des Zentralkörpers, besteht aus dem zentral gelegenen Kern, in dessen Mitte die Chromosome liegen und dem umgebenden Plasma mit seinen körnigen Einlagerungen.

Fig. 2—6 zeigen das Wachstum des Kerns, die Abnahme des Plasma, sowie die Größenzunahme der körnigen Einlagerungen.

Fig. 7. Der wachsende Kern schiebt die Dotterschollen beiseite, die Chromosomen wandern polwärts; diese Prozesse fortschreitend zeigen die Fig. 8, 9.

Fig. 10 zeigt das Spermatid nach Verlust der scholligen Einlagerungen, sowie die intensive Verdichtung des Kerninhaltes.

Fig. 11. Streckung des Kernraumes, der nunmehr als Glanzkörper zu bezeichnen ist.

Fig. 12—20. Genese des Spitzenstückes.

Fig. 18. Spermatozoon mit fast ausgebildetem Spitzenstück und eventuellen Achsenfaden.

Fig. 21. Spermatozoon mit typischem Spitzenstück.

Fig. 22. Eine Bewegungsform des Spermatozoons.

Fig. 23 u. 24. Riesenspermatiden.

Fig. 25—27. Eindringen der Samenzelle.

Fig. 28. Beginnende Umdrehung derselben.

Fig. 29 u. 30. Die Umdrehung des Samenkörpers ist vollendet; das Spermatozoon wandert dem Zentrum des Eies zu.

Fig. 31. Ein Fall von Polyspermie; zwei Spermatozoen und zwei Richtungsspindeln im Ei.

Tafel XXI.

Fig. 32—37 zeigt die langsam, während der Wanderung des Spermatozoons zum Eizentrum, vor sich gehende Heteromorphose des Glanzkörperinhaltes.

Fig. 36. Die Chromosomen überschreiten die Peripherie der Glanzkörpermembran.

Fig. 37. Die Chromosomen rücken in das Zentrum des Glanzkörpers.

Fig. 38. Die Glanzkörpersubstanz beginnt sich aufzulösen, indem sie feinkörnig wird. Die Membran um den Glanzkörper wird undeutlich.

Fig. 39 u. 40. Glanzkörpersubstanz völlig geschwunden. Membran aufgelöst. Das Chromatin breitet sich in der übrigen Kernsubstanz aus.

Fig. 41. Spermakern.

Fig. 42. Übersichtsbild. Ein Schnitt durch den Samenbehälter des Uterus. Spermatozoen in Nährzellen steckend.

Fig. 43. Eine Partie der Fig. 42 stark vergrößert; Nährzellen im Querschnitt.

Fig. 44. Nährzellen im Längsschnitt mit sich nährenden Spermatozoen besetzt.

Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden.

Von

Michael Nowikoff.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXII, XXIII und 9 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung 432
Technisches 433
- I. Lage der Augen und der Frontalorgane 434
  - 1. Branchipus 434
  - 2. Limnadia 437
  - 3. Limnetis 440
  - 4. Apus 443
- II. Histologie 445
  - 1. Zusammengesetzte Augen 445
    - a. Integument 445
    - b. Kristallkegel 446
    - c. Retina und Nerven 448
    - d. Basalmembran 452
  - 2. Einfaches Auge 453
    - a. Retina 454
    - b. Pigmentlage 457
  - 3. Frontalorgane 458
    - a. Dorsales Frontalorgan 458
    - b. Ventrales Frontalorgan 459

Literatur 461
Erklärung der Abbildungen 462

Die Augen der Arthropoden wurden von zahlreichen Forschern untersucht. Die umfangreichen Arbeiten von Leydig (64), Grenacher (79), Carrière (85), Parker (91), Exner (91), Hesse (01), sowie eine sehr große Anzahl kleinerer Abhandlungen sind Beweise des lebhaften Interesses, welches die verwickelt gebauten Komplexaugen der Crustaceen und Insekten seit längerer Zeit erregten. Der Bau der minder auffälligen einfachen Augen der niederen Crustaceen wurde von früheren Autoren wenig studiert; erst im Jahre 1891 hat Claus seine grundlegende Beschreibung des Medianauges der Entomostraken veröffentlicht.

Die Abteilung der Branchiopoden, deren Vertreter sowohl zusammengesetzte als einfache Augen besitzen, wurde von den oben genannten Autoren verhältnismäßig spärlich berücksichtigt. Der Grund dafür ist wohl vor allem die Seltenheit dieser Formen. Die 1904 erschienene Arbeit von Zograf erhielt ich erst als meine Untersuchungen ihrem Abschluß nahe waren.

Das eingehendere Studium der Organisation von *Limnadia lenticularis* L. veranlaßte mich, den Bau der Augen und der Frontalorgane dieses besonders seltenen Branchiopoden im Vergleich mit demjenigen der andern verwandten Gattungen zu erforschen.

Für die Untersuchung der *Limnadia*-Augen habe ich dasselbe, in der Umgebung von Heidelberg gesammelte Material verwendet, wie für meine frühere Abhandlung über *Limnadia* (04). Zum Studium der Augen und Frontalorgane von *Branchipus grubei* Dyb., *Apus productus* L. und *Limnetis brachyura* Müll. wurde mir das Material aus der Sammlung des hiesigen Zoologischen Instituts überlassen. Ferner verdanke ich eine große Menge von *Branchipus stagnalis* L. Herrn Cand. Spitz, der sie in der Nähe von Karlsruhe gesammelt hat.

Auf diese Weise bin ich imstande, über die Seh- und Frontalorgane der wichtigsten Vertreter der Unterordnung der Branchiopoden zu berichten. Leider war für das Studium der feineren histologischen Verhältnisse nicht alles Material geeignet, weshalb ich gezwungen bin, diese Verhältnisse nur bei *Limnadia* und *Branchipus stagnalis* darzustellen, dagegen die Augen und Frontalorgane von *Apus* und *Limnetis* nur morphologisch zu betrachten.

Ich teile daher diese Arbeit in zwei Kapitel, von welchen das erste eine kurze Beschreibung der Lage und der gröberen Bauverhältnisse der Augen und Frontalorgane sämtlicher erwähnten Branchiopoden, das zweite eine Darstellung der feineren Histologie derselben Organe, aber nur von einigen Branchiopoden enthält.

Die Arbeit wurde in dem Zoologischen Institut zu Heidelberg unter der Leitung des Herrn Geheimrat Prof. O. Bütschli ausgeführt, dem ich meinen verbindlichsten Dank ausspreche, ebenso wie Herrn Prof. A. Schuberg für seine liebenswürdige Unterstützung.

Technisches.

Als das beste der von mir erprobten Konservierungsmittel betrachte ich die Gilsonsche Flüssigkeit. Außerdem erzielte ich gute Resultate mit Sublimatessigsäure oder 96% Alkohol.

Für die dickeren Schnitte, welche zum Studium der topographischen Verhältnisse dienten, habe ich zur Färbung 1) Boraxkarmin und $\frac{1}{2}$%iges Bleu de Lyon, 2) Boraxkarmin-Osmiumsäure-Holzessig nach Schuberg, oder 3) Delafields Hämatoxylin-Pikrinsäurefuchsin nach van Gieson verwendet. Die letztere Färbung ist auch für feinere Schnitte intensiv genug. Ich finde aber für letztere, und zwar zum Studium der Plasmastrukturen, Eisenhämatoxylin nach Bütschli oder M. Heidenhain, auch Hämatoxylin-Kaliumchromat nach R. Heidenhain besonders geeignet. Hinsichtlich der Boraxkarminfärbung möge bemerkt werden, daß die Kerne der Branchiopoden sehr wenig färbbare Substanz besitzen, weshalb ich die Objekte sehr lange (etwa 48 Stunden) bei 35—40° C. in Boraxkarmin färbte.

Zum Entpigmentieren der Augen gebrauchte ich freies Chlor nach der etwas modifizierten P. Mayerschen Methode. Ich fülle ein Probierröhrchen mit

96% Alkohol, setze einige Tropfen Salpetersäure dazu und lege in das Gemisch ein paar Kristalle von Kaliumchlorat; dann führe ich in die untere Hälfte des Röhrchens eine dünne Schicht Watte ein und lege darauf den Kopf des Tieres, welcher vorher in 70% Alkohol aufbewahrt war. Das Objekt kommt so nicht mit Kaliumchlorat in Berührung; außerdem sammeln sich die Gasbläschen in der Watte, bleiben also längere Zeit in der Nähe des Objektes, wodurch die intensivere Entpigmentierung bewirkt sein wird. In 12—24 Stunden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur wird das Pigment vollständig entfernt, wobei die Gewebe keine merkliche Veränderung erfahren.

Ich habe die Objekte gewöhnlich in Paraffin eingebettet und Schnitte von 15 μ bis 2 μ dick angefertigt.

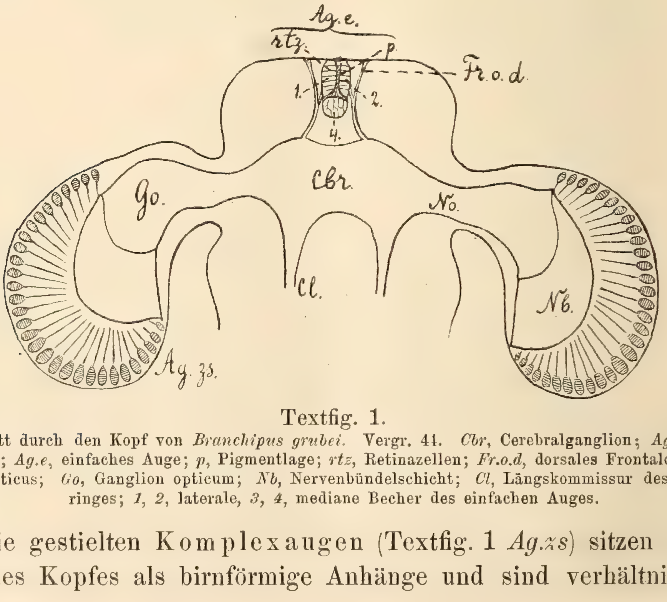
Für die Untersuchungen habe ich ein Mikroskop von Zeiss und zum Entwerfen der Konturen sowohl für die Tafel- als auch für die Textfiguren einen Abbeschen Zeichenapparat benutzt.

I. Lage der Augen und der Frontalorgane.

Obgleich auf den ersten Blick die Seh- und Frontalorgane der verschiedenen Branchiopoden ziemlich verschiedene Lage und Form zu haben scheinen, ergibt das genauere Studium doch eine typische Übereinstimmung. Alle besitzen paarige Komplexaugen, ein unpaares, aus vier Teilen bestehendes Medianauge, paarige, dorsale Frontalorgane und ein ventrales Frontalorgan, das gewöhnlich median liegt.

1. Branchipus.

Die Organe von *Branchipus* möchte ich als die primitivsten betrachten.

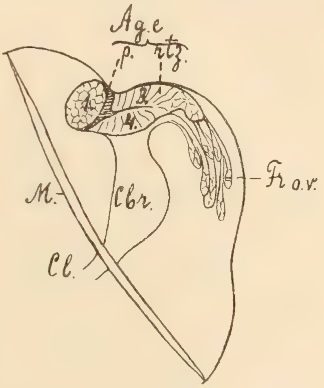


Textfig. 1.

Querschnitt durch den Kopf von *Branchipus grubei*. Vergr. 41. *Cbr*, Cerebralganglion; *Ag.zs*, Komplexaugen; *Ag.e*, einfaches Auge; *p*, Pigmentlage; *rtz*, Retinazellen; *Fr.o.d*, dorsales Frontalorgan; *No*, Nervus opticus; *Go*, Ganglion opticum; *Nb*, Nervenbündelschicht; *Cl*, Längskommissur des Schlundringes; *1*, *2*, laterale, *3*, *4*, mediane Becher des einfachen Auges.

Die gestielten Komplexaugen (Textfig. 1 *Ag.zs*) sitzen beiderseits des Kopfes als birnförmige Anhänge und sind verhältnismäßig sehr groß. Im Gegensatz zu den ungestielten Komplexaugen andrer Branchiopoden besitzen sie keine Augenkammer. Sie sind bei *Branchipus stagnalis* und *Branchipus grubei* ganz ähnlich gebaut. Der periphere Teil des Auges wird aus zahlreichen Ommatidien gebildet, deren genaue Zahl schwer festzustellen ist, die aber in jedem Auge annähernd etwas mehr als 1000 beträgt, welche Zahl auch mit der Angabe von Claus (86, S. 53) übereinstimmt. Proximalwärts gehen die Ommatidien in die sogenannte Nervenbündelschicht (Textfig. 1 *Nb*) über und tiefer im Augenstiel befindet sich das Ganglion opticum (*Go*).

Die Lage des einfachen Auges ist bei den genannten *Branchipus*-Arten verschieden. (Von beiden Arten habe ich nur geschlechtsreife Weibchen gehabt.) *Branchipus stagnalis* erweist sich als die primitivere Form. Bei ihr liegt das einfache Auge (Fig. 10, 11, Textfig. 2 *Ag.e*) unmittelbar dem Gehirn (*Cbr*) auf und wird von den Ganglienzellen und ihren Fortsätzen umgeben, welch letztere als Augennerven in die Retinazellen übergehen. Das einfache Auge von *Branchipus grubei* ist dagegen von dem Cerebralganglion entfernt und bleibt mit ihm nur durch zwei Nervenstränge in Verbindung.



Textfig. 2.

Sagittalschnitt durch den vorderen Kopfteil von *Branchipus stagnalis*. Vergr. 44. *Fr.o.v*, ventrales Frontalorgan; *M*, Muskel, Übrige Bezeichnungen wie in Textfig. 1.

In bezug auf den Bau des einfachen Auges konnte ich keinen Unterschied zwischen *Branchipus stagnalis* und *Branchipus grubei* bemerken. Entsprechend den von mir schon früher (04) bei *Limnadia* beschriebenen vier Augenbechern finde ich, daß das Auge von *Branchipus* ebenfalls aus vier Teilen besteht, obgleich diese Teile im *Branchipus*-Auge nicht so deutlich voneinander abgesondert sind. Bei der Betrachtung von Querschnitten (Textfig. 1, Fig. 10, 12 *Ag.e*) bemerkt man drei Pigmentbecher, von welchen zwei paarige (*1*, *2*) dorsalwärts gerichtet sind; der dritte ventrale (4) dagegen dem Gehirn (*Cbr*) zugewendet ist. Auf Sagittalschnitten (Textfig. 2, Fig. 11 *Ag.e*) beobachtet man aber, daß dieser dritte Teil seinerseits aus zwei Lagen von Retinazellen besteht, wobei die Zellen der einen Lage (*3*) mit ihren distalen Enden nach außen gegen die Kopfoberfläche, die der andern (*4*) nach innen gegen das Gehirn gewendet sind. Diesen beiden Zelllagen entsprechen, wie wir später sehen werden, die vollständig durch Pigment getrennten Teile des einfachen Auges der *Limnadia*. Auch bei *Branchipus* gelang es mir Spuren von Pigment zwischen diesen beiden Zelllagen nachzuweisen, welcher Umstand trotz des schlecht konservierten Materials die Vierteiligkeit des einfachen Auges auch hier nachzuweisen erlaubt. Mit dieser Vierteiligkeit stimmen aber die Angaben der früheren Autoren über die Art der Innervierung des Auges schlecht überein. Es wird von Claus und von andern gewöhnlich angegeben, daß zu dem Entomostrakenauge drei Nervenstränge ziehen. Mir scheint diese Angabe auf ungenauer Beobachtung zu beruhen. Ich finde auf meinen Präparaten (Fig. 12 *Br. grub.*) gewöhnlich nur zwei zu dem Medianauge ziehende und seine Oberfläche umhüllenden Nervenstränge. Es existiert aber wirklich noch ein dritter Nervenstrang oder vielmehr eine Anzahl von kleinen Strängen, welche median von dem Gehirn entspringen und in der Richtung gegen das einfache Auge laufen; sie treten jedoch nicht zu letzterem, sondern biegen in seiner Nähe ventralwärts um und gehen zu den Sinneszellen des ventralen Frontalorgans oder nach Claus des Organs »der gehäuften Kolbenzellen« (Textfig. 2 *Fr.o.v*).

Noch weniger als das Medianauge ist bei *Branchipus stagnalis* das dorsale Frontalorgan von dem Cerebralganglion abgesondert.

Bevor ich jedoch zur Beschreibung dieses Organs übergehe, möchte ich einiges über die Terminologie der Frontalorgane bemerken. Wie bekannt, hat Claus (86, S. 38, 39) bei *Branchipus* zwei derartige Organe beschrieben, von welchen er das erste »Frontalorgan« und das zweite »Organ der gehäuften Kolbenzellen« nannte. Diese beiderlei Organe existieren auch bei den übrigen Gattungen. Da aber die Kolbenzellen für das zweite Organ nicht überall charakteristisch sind, so möchte ich die beiderlei Organe nach ihrer Lage — »Frontalorgane« nennen, und zwar das ersterwähnte dorsales Frontalorgan, das Organ der gehäuften Kolbenzellen dagegen ventrales Frontalorgan.

Das dorsale Frontalorgan (Fig. 10 *Fr.o.d* von *Branchipus stagnalis*) wird von Claus »als Ausläufer der Ganglienrinde« bezeichnet, welcher »unmittelbar zur Seite des Entomostrakenauges am Scheitel des Kopfes seine Lage hat« (86, S. 38). Meine Fig. 10 bestätigt für *Branchipus stagnalis* die Claussche Auffassung des dorsalen Frontalorgans als eines »am Integument haftenden im Ectoderm verbliebenen« Teils der Gehirnanlage.

Anders verhält sich aber dasselbe Organ bei *Branchipus grubei* (Textfig. 1, Fig. 12). Hier finden wir zwei Nervenstränge (*N*), welche von dem Gehirn entspringen und sich in zwei Äste spalten; der eine Ast zieht zum einfachen Auge (*Ag.e*), der zweite geht in das Frontalorgan (*Fr.o.d*) über, das aus einigen Sinneszellen besteht.

Der Vergleich beider Species ergibt, daß die Absonderung des Medianauges und des dorsalen Frontalorgans von dem Cerebralganglion bei *Branchipus grubei* dadurch zustande kommt, daß das Gehirn sich im Laufe der Entwicklung von dem Integument proximalwärts entfernt, während das Auge, sowie das dorsale Frontalorgan am Integument bleiben, oder, wie es Claus ausdrückt: »Mit dem weiteren Wachstume rückt das Gehirn tiefer herab und die Augennerven ziehen sich strangförmig aus« (91, S. 14).

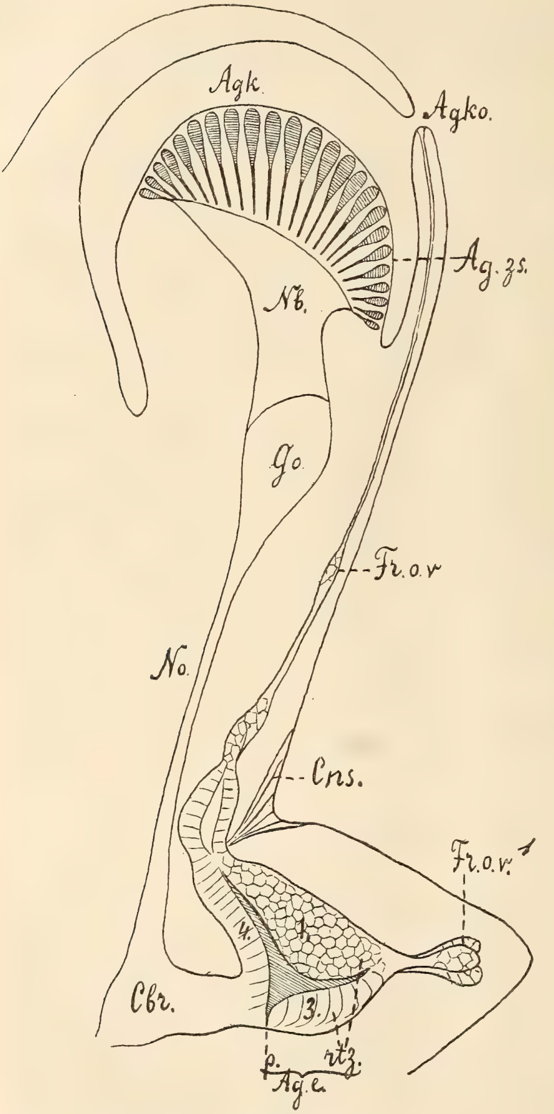
Die Lage des ventralen Frontalorgans von *Branchipus stagnalis* ist am bequemsten auf Sagittalschnitten (Fig. 11 *Fr.o.v*) zu beobachten. Man sieht, daß die zu dem Organ gehörenden Nervenfasern teils in der Nähe des Medianauges, teils entfernter von ihm aus dem Cerebralganglion entspringen und als zerstreutes Nervenbündel weiterziehen bis zu ihrer Endigung in den Sinneszellen, welche gruppenweise unterhalb des Integuments oder tiefer im Inneren des Kopfes liegen. Bei der Schilderung der histologischen Verhältnisse werden wir sehen, daß diese Sinneszellen sowohl bei *Branchipus* als auch bei *Limnadia* den Retinazellen des einfachen Auges ähnlich gebaut sind.

2. Limnadia.

Die zusammengesetzten Augen von *Limnadia lenticularis* (Textfig. 3 *Ag.zs*) sind nicht gestielt und sitzen nebeneinander in einer für beide gemeinsamen Augenkammer (*Agk*), welche durch eine Öffnung (*Agko*) mit der Außenwelt in Verbindung steht. Im Gegensatz zu *Limnetis* und *Apus*, deren Komplexaugen sich nicht über die Oberfläche des Kopfes erheben, springen sie bei *Limnadia* als ein halbkugelförmiges Gebilde vor. Die Zahl der Ommatidien in jedem Auge ist etwas kleiner als bei *Branchipus*; ich habe sie annähernd zu 500—600 festgestellt.

Der Nervus opticus der *Limnadia* (Textfig. 3 *No*) ist stark in die Länge gezogen und dementsprechend sind auch die Nerven des dorsalen Frontalorgans sehr lang.

Das einfache Auge ist ganz deutlich aus vier Teilen zusammengesetzt (Textfig. 3 und 4 *Ag.e 1—4*).



Textfig. 3.

Sagittalschnitt durch den vorderen Kopfteil von *Limnadia lenticularis.* Vergr. 44. *Agk*, Augenkammer; *Agko*, Öffnung derselben; *Cns*, Connectivstränge zum Festhalten des einfachen Auges. Übrige Bezeichnungen wie bei den früheren Figuren.

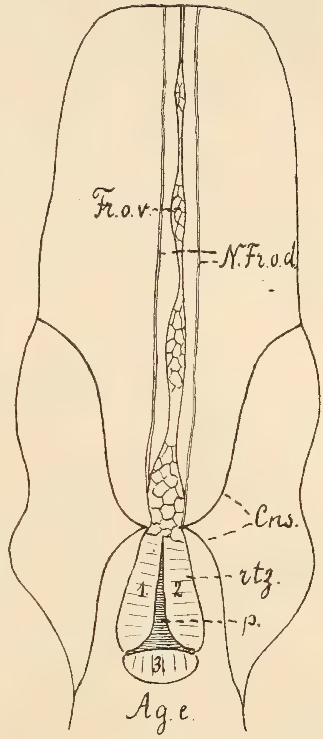
Jeder Teil besteht aus einer Lage von Retinazellen (*rtz*) und liegt in einer pigmentierten, schwach konkaven Schale oder dem Augenbecher (*p*). Zwischen diesen Pigmentschalen sieht man in der Mitte des Auges auf Schnitten oft einen spaltförmigen Hohlraum.

Sämtliche Nerven, welche für das Medianauge und die beiden Frontalorgane bestimmt sind, begeben sich zuerst zu dem Medianauge, umhüllen es und erst von diesem laufen die Nervenstränge weiter zu den Frontalorganen, so daß letztere als Anhänge des einfachen Auges erscheinen.

Das von mir früher (04) als Augenkammerorgan bezeichnete Gebilde besitzt keinen einheitlichen Charakter. Es besteht aus drei Nervensträngen mit ihren Endzellen (Textfig. 4). Diese Stränge hat schon Claus (91, S. 15) als Verlängerung des einfachen Auges, welche »bis zur Einstülpungsöffnung der dorsalen Augenkapsel sich fortsetzt«, beschrieben; er hat sie aber als »sehnige Fäden«, unter welchen vielleicht auch Muskelelemente vorhanden sind, aufgefaßt.

Die beiden seitlichen Sinnesendzellen, oder vielleicht Zellgruppen, des Augenkammerorgans endigen in zipfelartigen Vorsprüngen der Cuticula (Fig. 16 *Fr.o.d.z*) am Rande der Augenkammeröffnung. Zu diesen Endorganen begeben sich einfache, keine Zelleinlagerungen umfassende Nervenstränge (Textfig. 4 *N.Fr.o.d*). Nur diese seitlichen Gebilde entsprechen dem dorsalen Frontalorgan von *Branchipus*.

Andrer Natur ist die mittlere große Endzelle des Augenkammerorgans mit ihrem Nervenstrange (Textfig. 4 *Fr.o.v*). In diesem Strange finden sich Gruppen von Zellen, von welchen die, in der Nähe des einfachen Auges liegenden, vollständig den charakteristischen Bau der Retinazellen haben (Fig. 8 *rtz*, Fig. 8 *a*). In der Mitte der auf das Medianauge folgenden ersten Zellgruppe (Fig. 8 *I*) finden sich sogar Zellen (*pz*), welche der Größe ihrer Kerne nach den Pigmentzellen des einfachen Auges entsprechen, jedoch kein Pigment enthalten. Die weiter von dem einfachen Auge entfernten Zellgruppen (Fig. 8 *II*) entbehren zunächst der Pigmentzellen und die entfernter liegenden verlieren allmählich die charakteristische längsgezogene Gestalt ihrer Zellen. Diese Zellgruppen sind also abgespaltene, mehr oder weniger reduzierte Partien des Medianauges. Der Vergleich der Fig. 8, 9 und 11 genügt, um die Identität dieses Stranges und seiner Zellgruppen (Fig. 8) mit dem ventralen Frontalorgan von *Limnadia* (Fig. 9) und ebenso dem von *Branchipus* (Fig. 11 *Fr.o.v*) festzustellen. Nur die große Endzelle dieses Stranges (Fig. 14, 15 *siz*) ist ein besonderes Gebilde, welches dem ventralen Frontalorgan von *Branchipus* fehlt, dagegen bei *Limnetis* und *Apus* wieder vorkommt



Textfig. 4.
Querschnitt durch den vorderen Kopfteil von *Limnadia lenticularis*. Vergrößerung 44. *N.Fr.o.d*, Nerv für das dorsale Frontalorgan. Übrige Bezeichnungen wie bei den früheren Textfiguren.

(Textfig. 5, 8 *Fr.o.v*). In bezug auf die Hauptpartie des ventralen Frontalorgans von *Limnadia* (Textfig. 3 *Fr.o.v*[1], Fig. 9), welche ihre Lage am distalen Ende des das Medianauge tragenden Kopfvorsprungs hat, bemerke ich, daß im Gegensatz zu *Branchipus* (Fig. 11 *Fr.o.v*), wo dieses Organ aus mehreren kleinen, in dem frontalen Kopfteile zerstreuten, kolbenförmigen Zellgruppen besteht, die ihre Nerven direkt vom Gehirn bekommen, bei *Limnadia* nur drei große kolbenförmige Zellgruppen sich finden (Fig. 9), zu welchen drei Nervenstränge von dem einfachen Auge ziehen.

Der Umstand, daß von dem sogenannten Augenkammerorgan nur die beiden seitlichen Gebilde dem dorsalen Frontalorgan entsprechen, ist insofern von Wichtigkeit, als, wie wir weiter finden werden, die Paarigkeit des dorsalen Frontalorgans für alle Branchiopoden typisch ist.

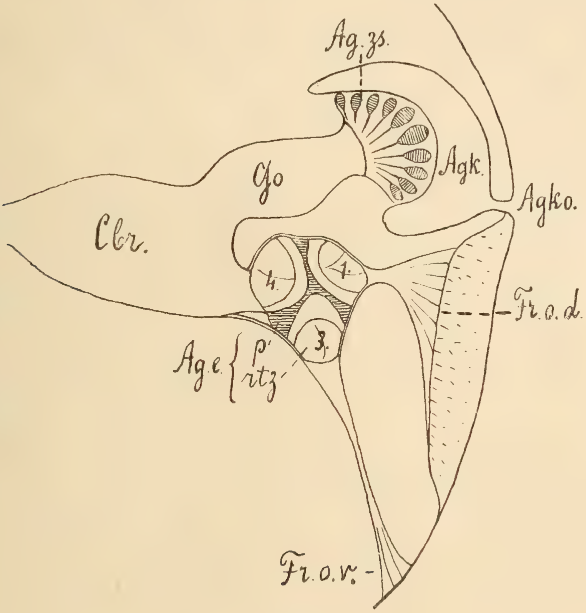
3. Limnetis.

Limnetis brachyura besitzt ebenfalls alle vier Arten der beschriebenen Organe: Komplexaugen, einfaches Auge und zweierlei Frontalorgane.

Die Komplexaugen (Textfig. 5 *Ag.zs*) sind ganz nahe aneinander gerückt, sogar teilweise miteinander verwachsen und besitzen viel weniger Ommatidien (im ganzen etwa 100) als die früher beschriebenen Augen.

Eine interessante Umbildung erfährt die Hautfalte über der Augenkammer der älteren Individuen von *Limnetis* und *Apus*. In dieser Falte von *Limnadia* lassen sich, wie ich früher (04) angegeben habe: »zwei Hypodermisschichten mit den zwischen ihnen ausgespannten charakteristischen Connectivfasern unterscheiden; zwischen diesen Fasern zirkuliert das Blut«. Denselben Bau der Hautfalte finden wir bei jugendlichen *Limnetis* und *Apus*. Bei den älteren Individuen dagegen (Fig. 17) verschwinden die beiden Hypodermisschichten mit ihren Connectivfasern, ebenso wie die Bluträume. Dann unterscheidet man in der Hautfalte nur eine äußere und eine innere Lage der Cuticula (*cu*) und eine glasartige, schwach färbbare Masse, welche den ganzen Raum zwischen diesen beiden Lagen erfüllt (*Agf*).

Das Medianauge von *Limnetis* (Textfig. 5 und 6 *Ag.e*) liegt ganz nahe vor den Komplexaugen und besteht aus vier deutlich voneinander abgesonderten Teilen (*1—4*). Die Vierteiligkeit des Auges hat schon G. O. Sars in folgenden Worten angedeutet. Das Auge, sagt er (96, S. 121): »Presents, on a closer examination, just as in *Limnadia*, 4 surfaces encircled by a dark pigment«. Die übrigen Autoren dagegen fanden gewöhnlich nur drei Augenbecher. Ebenso spricht Zograf in seiner vor kurzem erschienenen Arbeit über die Augen der Branchiopoden (04, S. 18) nur von zwei lateralen und einem medianen Teile des einfachen Auges. Wenn man aber seine Fig. 8 (Längsschnitt durch das Medianauge von *Limnetis brachyura*) und seine Fig. 11 (Ansicht auf dasselbe Auge von vorn) vergleicht, welche Abbildungen auch mit meinen Textfiguren 5 und 6 übereinstimmen, so kommt man zum Schlusse, daß auf den Figuren Zografs vier Augenbecher dargestellt sind. Auf seinem Längsschnitte (Fig. 8) nämlich sieht man die Retinazellen eines dorsalen medianen Bechers und eines ventralen medianen Bechers (s. Textfig. 5 *3* und *4*), welcher in unmittelbarer Verbindung mit dem Gehirn sich befindet. Den letzteren bezeichnet Zograf unrichtig als einen der zwei lateralen Becher. Die Retinazellen der lateralen Becher sind jedoch auf seinem, genau median getroffenen, Längsschnitte nicht zu sehen; man bemerkt hier nur die aus einer Pigmentmasse bestehende

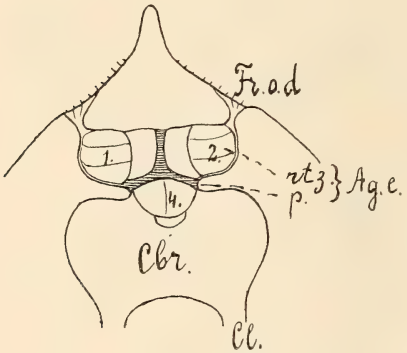


Textfig. 5.

Sagittalschnitt durch die Cerebralregion des Kopfes von *Limnetis brachyura*. Vergr. 100. Bezeichnungen wie bei Textfig. 1—3.

Scheidewand zwischen den beiden lateralen Bechern (siehe Textfig. 6 *1* und *2*).

Von dem einfachen Auge, oder richtiger gesagt, von den, dasselbe umhüllenden Nerven gehen drei Fortsätze aus: zwei seitliche dorsalwärts (Textfig. 6) und ein medianer nach vorn (Textfig. 5 *Fr.o.v*). Jeder von den seitlichen Fortsätzen (Textfig. 5, 6 *Fr.o.d*) verzweigt sich und endet mit einer Anzahl Zellen, die am Grunde einer ovalen, mit feinen Cuticularhärchen besetzten Einsenkung liegen (Textfig. 5 *Fr.o.d*). Der mediane Fortsatz (Textfig. 5 *Fr.o.v*), welcher viel länger als die andern ist, endet ebenfalls mit einigen Zellen, die sehr große Kerne enthalten und sich am Integument anheften.



Textfig. 6.

Querschnitt durch das Gehirn und das einfache Auge von *Limnetis brachyura*. Vergr. 100. Bezeichnungen wie in Textfig. 1—3.

Über die Bedeutung dieser Fortsätze wurden verschiedene Meinungen in der Literatur ausgesprochen. G. O. Sars betrachtet die paarigen Einsenkungen, als »a kind of sensory apparatus« (96, S. 121); den unpaaren Fortsatz bezeichnet er dagegen als »fine ligament running to the integument of the head«; er diene nur zum Festhalten des Auges (96, S. 121). Nach Zografs Beobachtungen besteht jedoch der letztere Fortsatz aus zwei Nervensträngen, welche zu einer Gruppe von Sinneszellen treten; diese Zellgruppe deutet Zograf als Frontalorgan.

Durch den Vergleich mit *Branchipus* und *Limnadia* habe ich die Überzeugung gewonnen, daß alle drei oben beschriebenen Gebilde von *Limnetis* Frontalorgane sind, und zwar entsprechen die beiden paarigen dem dorsalen, das unpaare dem ventralen Frontalorgan der übrigen Branchiopoden.

Das dorsale Frontalorgan von *Limnetis* (Textfig. 5, 6 *Fr.o.d*) befindet sich, ähnlich wie bei *Limnadia*, in der Nähe der Augenkammeröffnung. Die Zipfel der *Limnadia* sind bei *Limnetis* durch behaarte Einsenkungen ersetzt. Wie bei *Branchipus* und *Limnadia* endet auch hier jeder Nervenstrang unter der Cuticula mit einer Anzahl von Sinneszellen.

An dieser Stelle möchte ich bemerken, daß der Name »Nackenorgan«, welchen Zograf dem dorsalen Frontalorgane gibt, insofern unzutreffend ist, als die früheren Autoren (z. B. Grobben 79, G. O. Sars 96) bei *Limnetis* mit diesem Namen ein andres ovales Gebilde bezeichneten, welches dorsalwärts von den Komplexaugen in der Nähe der Grenznaht des ersten Kopfsegments liegt, und das nach Sars eine kleine grubenförmige Einsenkung des Integuments darstellt.

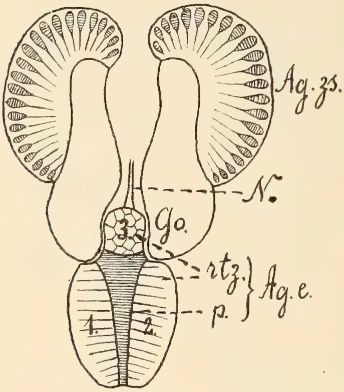
Auch das zweite oder das ventrale Frontalorgan von *Limnetis* (Textfig. 5 *Fr.o.v*) entspricht seiner Lage nach dem gleichen Organe der früher besprochenen Branchiopoden. In seinem Bau unterscheidet es sich aber dadurch, daß die Endzellen, welche bei *Branchipus* und *Limnadia* vom Integument in das Innere des Körpers gerückt sind, hier in der Reihe der Hypodermiszellen, also dicht unter der Cuticula liegen. Außerdem besitzen diese Sinneszellen von *Limnetis* keine Ähnlichkeit mit den Retinazellen des einfachen Auges, wie wir es bei *Branchipus* und *Limnadia* fanden. Diese Unterschiede werden aber einigermaßen dadurch verwischt, daß wir bei *Limnadia* einen zwischen den beiden Nerven des dorsalen Frontalorgans liegenden Teil des ventralen Frontalorgans fanden, welcher mit einer großen, den Charakter der Retinazellen entbehrenden Zelle unmittelbar unter der Cuticula endet.

4. Apus.

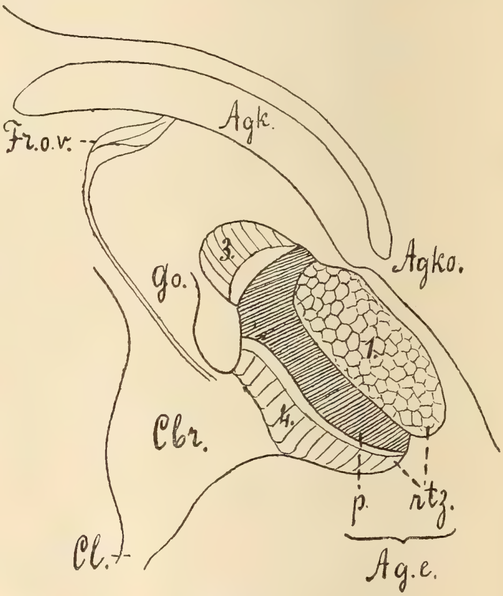
Die zusammengesetzten Augen und das Medianauge sind bei *Branchipus* und *Limnadia* weit voneinander entfernt, bei *Limnetis* stehen sie dagegen nahe beieinander. Sehr nahe beieinander liegen sie aber bei *Apus productus* (Textfig. 7, 8), wo das einfache Auge (*Ag.e*) sogar teilweise in die Mitte zwischen beide Komplexaugen (*Ag.zs*) eingeschoben ist, so daß die Augenkammer (*Agk* Textfig. 8) nicht nur über die Komplexaugen, sondern auch über die hintere Hälfte des einfachen Auges sich erstreckt, und ihre Öffnung (*Agko*) etwa über der Mitte des einfachen Auges sich befindet.

Die nach vorn verlängerten Komplexaugen (Textfig. 7 *Ag.zs*) sind etwas voneinander entfernt. Die Zahl der gekrümmten Kristallkegel ist schwer festzustellen; doch finde ich sie etwas kleiner als bei *Branchipus* und größer als bei *Limnadia*, in jedem Auge ungefähr 800.

Das einfache Auge von *Apus* (Textfig. 7, 8 *Ag.e*) ist vollkommen typisch gebaut, d. h. aus vier (*1—4*) Teilen zusammengesetzt: zwei paarigen, lateralen (*1—2*), und zwei unpaaren, von welchen der ventrale (*4*) am nächsten mit dem Gehirn verbunden, der dorsale (*3*) zwischen die Komplexaugen eingeschoben ist. Das Auge liegt nahe unter dem Integument und seine Retinazellen sind viel zahlreicher als bei den erstbeschriebenen Gattungen. Die beiden letzteren Umstände bedingen es vielleicht bei dem erwachsenen *Apus*, daß wir keine ansehnliche Entwicklung der Frontalorgane finden. Es existiert hier nur ein einziges Frontalorgan (Textfig. 8 *Fr.o.v*), welches mitten zwischen den beiden Komplexaugen liegt. Es wird von einem Nerv versorgt, der aus der Gehirnpartie entspringt, die das einfache Auge innerviert. Doch ist dieser Nerv hier völlig von denen des einfachen Auges abgesondert. Das Frontalorgan besteht (Fig. 13) aus drei, dicht aneinander gedrängten großen Zellen (*siz*), in welche der Nerv (*N*) allmählich übergeht. Proximal- wie distalwärts verschmälern sich diese Zellen, so daß die ganze Gruppe eine spindelförmige Gestalt hat. Die strangartig verengte äußere Partie der Sinneszellen endet nach kurzem Verlauf am Integument der inneren Augenkammerwand; doch konnte ich nicht feststellen, ob die Sinneszellen nur die Hypodermis erreichen oder sie durchbrechen und mit der Cuticula in Berührung treten. Nach der Analogie mit dem ventralen Frontalorgan von *Limnetis*, dem das beschriebene



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Textfig. 7. Flächenschnitt durch die zusammengesetzten und das einfache Auge von *Apus productus*. Vergr. 44. *N*, Nerv für das ventrale Frontalorgan. — Textfig. 8. Frontalschnitt durch die Cerebralregion des Kopfes von *Apus productus*. Vergr. 44. Übrige Bezeichnungen beider Figuren wie bei den Textfig. 1—3.

Organ von *Apus* seinem Bau nach sehr gleicht, glaube ich, daß die Sinneszellen auch hier die Cuticula erreichen.

Claus hat festgestellt, daß die Larven von *Apus cancriformis* noch ein paariges Frontalorgan besitzen. Oberhalb des einfachen Auges »erheben sich auf zwei schwach gewölbten Hervorragungen zwei kleine griffelförmige Fäden mit zartem, fibrillärem Inhalt und glänzenden Terminalkörperchen« (Claus 73, S. 28). Diese Beschreibung erinnert an die früher erwähnten Zipfel der dorsalen Frontalorgane von *Limnadia*. Demnach finden sich auch bei *Apus* zwei Arten von Frontalorganen, von denen jedoch das paarige dorsale im erwachsenen Zustande vollständig rückgebildet zu werden scheint.

Ein weiteres Organ von *Apus* möchte ich, wegen seiner Nachbarschaft mit den Komplexaugen, an dieser Stelle kurz besprechen. Unmittelbar hinter der Augenkammer findet sich ein scharf konturiertes ovales Feld, das etwas dunkler als das umgebende Chitin gefärbt ist. Claus nennt es »Nackenorgan« (73, S. 28) und G. O. Sars »post-ocular tubercle« (96, S. 71). In diesem Gebilde konnte ich keine nervösen Elemente beobachten und möchte es, sowohl nach seiner Lage, als seiner äußeren Form mit dem früher erwähnten Nackenorgane von *Limnetis* homologisieren.

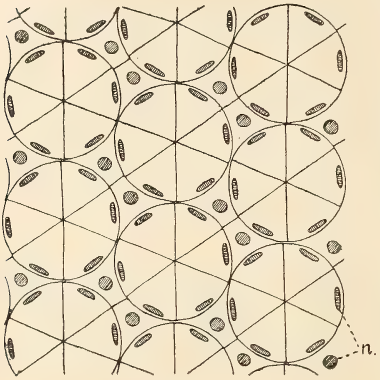
II. Histologie.

1. Komplexaugen.

Die zusammengesetzten Augen der Branchiopoden bestehen, wie die der Arthropoden überhaupt, aus zwei Hauptpartien: einer distalen lichtbrechenden und einer proximalen lichtperzipierenden oder Retina. Nach außen wird das Auge vom Integument, nach innen von einer Basalmembran begrenzt.

a. Integument.

Das äußere Integument besteht aus der Cuticula und der Hypodermis. Bei den Branchiopoden mit ungestielten Augen, über deren Komplexaugen eine Hautfalte sich bildet, entsteht eine Augenkammer. In diesem Falle existieren über den Komplexaugen drei Integumentschichten; alle drei sind sehr dünn und ihre Cuticula zeigt keine Facettierung. Diese fehlt auch der Cuticula der gestielten *Branchipus*-Augen. Als eine gewisse Andeutung der Facetten kann man vielleicht die regelmäßige Anordnung der Hypodermiszellen über den Komplexaugen von *Branchipus* betrachten. Diese Regelmäßigkeit beobachtet man auf oberflächlichsten Querschnitten durch das Auge (Fig. 1*a*, *epd*). Der Übersichtlichkeit wegen habe ich ein schematisches Bild beigegeben (Textfig. 9), welches die Verteilung der Hypodermiszellen besser zeigt. Über jedem Kristallkegel liegen (nicht unmittelbar, sondern von ihm durch die vier Kristallkegelzellen [*kgz*] getrennt) sechs Hypodermiszellen, welche proximalwärts verlängert sind und in dieser Weise kappenartig den oberen Teil der Gruppe von Kristallkegelzellen umgeben (Fig. 1 *epd*). Die Kerne dieser Zellen sind abgeplattet und liegen nicht über den Kristallkegeln, sondern mehr seitlich von ihnen. Die Räume zwischen diesen die Kristallkegel überdeckenden Zellgruppen werden von je zwei Hypodermiszellen mit runden Kernen ausgefüllt. Diese Zellen sind so angeordnet, daß in der Umgebung jedes Kristallkegels sechs solcher Hypodermiszellen sich befinden (Fig. 1*a* und Textfig. 9).



Textfig. 9.
Schema der Verteilung von Hypodermiszellen über den Komplexaugen von *Branchipus stagnalis*. Vergr. 500. *n*, Zellkerne.

Die Hypodermis über den Komplexaugen der *Limnadia* zeigte mir keine solche Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen.

b. Kristallkegel.

Die Gruppe der zu einem Kegel gehörigen vier oder fünf Kristallkegelzellen (*kgz*) hat sowohl bei *Branchipus* (Fig. 1) als auch bei *Limnadia* (Fig. 5) dieselbe birnförmige Gestalt; nur ist sie bei *Branchipus* mehr in die Länge gezogen. Die Kristallkegel der beiden Gattungen sehen dagegen verschieden aus. Der von *Branchipus* (Fig. 1 *kg*) ist oval, und seine Masse im Vergleich zu der der Kegelzellen ziemlich klein. Der Kegel von *Limnadia* (Fig. 5 *kg*) ist birnförmig und so groß, daß die Kristallkegelzellen ihn nur als eine dünne Plasmaschicht umhüllen.

In Übereinstimmung mit den Angaben Grenachers (79) und Parkers (91) habe ich in jedem Kristallkegel von *Branchipus stagnalis* und *grubei*, ebenso wie bei *Apus* und *Limnetis* vier, in dem von *Limnadia* fünf radiale Teilstücke beobachtet. Jedem Stück entspricht eine Kristallkegelzelle, so daß die Zahl der letzteren bei *Branchipus*, *Apus* und *Limnetis* vier, bei *Limnadia* hingegen fünf beträgt.

Das Plasma dieser Zellen ist gewöhnlich stärker tingierbar, als das der Hypodermis- und Retinazellen. Bei *Branchipus* konnte ich an der Grenze der Zellen gegen die Kristallkegel, ebenso auch um die Zellkerne, einen deutlichen Alveolarsaum nachweisen (Fig. 1, 1*b*, 1*c*, *alv*).

Die Kerne der Kristallkegelzellen, welche CLAUS (86, S. 55) bei der *Branchipus*-Larve nur undeutlich gesehen und bei dem erwachsenen *Branchipus* vergebens gesucht hat, sind auf meinen Präparaten, sowohl bei *Branchipus* (Fig. 1, 1*c*) als auch bei *Limnadia* (Fig. 5, 5*a*), recht gut zu sehen. Bei *Branchipus* liegen sie dicht hinter den Kristallkegeln, in den proximalen, von den Kegeln freien Partien der Kristallkegelzellen und sind kugelförmig. Auch bei *Limnadia* liegen sie etwa in der Mitte der Kristallkegelzellen, sind jedoch wegen der ansehnlichen Entwicklung der Kristallkegel stark abgeplattet (Fig. 5, 5*a*).

Die Substanz der Kristallkegel zeigt keine deutliche Struktur. In den Abbildungen von CLAUS (86) bemerken wir, daß die Teilstücke der Kristallkegel von *Branchipus* nicht ganz dicht aneinanderliegen, sondern nur in einigen Punkten verbunden, dazwischen aber durch ovale Hohlräumchen voneinander getrennt sind. Solche Hohlräume, welche ein perlschnurförmiges Aussehen haben, finde auch ich auf den Längs- und Querschnitten durch die Kristallkegel von *Limnadia* (Fig. 5, 5*a*, 5*b*). Doch bin ich im Zweifel, ob dies Bild nicht infolge von Schrumpfung bei der Konservierung entsteht. Auf meinen Präparaten von *Branchipus stagnalis* nämlich, für welche ich sehr gut konserviertes Material benutzte, fehlen diese Hohlräume völlig (Fig. 1, 1*b*, 1*c*).

Zwischen den Kristallkegeln von *Branchipus* finden sich freie Räume, deren distale und proximale Region sich entsprechend der Verengerung der Kegel erweitern. In diesen Räumen zirkuliert Blut, wie man aus dem Vorkommen von Blutkörperchen in ihnen schließen muß (Fig. 1, 1*b*, *bz*). Ebenso verhält sich *Limnadia*, nur fehlen dort die proximalen Erweiterungen der Räume; sie sind von den später zu besprechenden Stützzellen erfüllt (Fig. 5, 5*a*, 5*b*, *stz*).

Ehe ich zur Beschreibung der Retina übergehe, will ich die bekannte PATTENsche Ansicht (86) kurz besprechen, nach welcher der

Kristallkegel mit dem Rhabdom in Kontinuität stehen soll. Obgleich diese Ansicht schon oft in trefflicher Weise (von Carrière 90, Watase 90, Parker 91, Viallanes 92, Chun 96 u. a.) widerlegt und sogar von Patten (90) selbst als unhaltbar anerkannt wurde, möchte ich doch hervorheben, daß man bei der Betrachtung vieler und guter Präparate der Branchiopodenaugen den Eindruck bekommt, als ob der Kristallkegel oder die Kristallkegelzellen mit dem Rhabdom in Verbindung stünden. Erst das genaue Studium mit intensiven Färbungen (z. B. Eisenhämatoxylin) und mit starken Vergrößerungen beweist das Nichtbestehen eines solchen Zusammenhanges. Bei *Limnadia* erkennt man auf dünnen Längsschnitten durch das Auge (Fig. 5) deutlich die distale Grenze des Rhabdoms (*ra*), welches keine weitere Fortsetzung zur Peripherie schickt. Bei *Branchipus* dagegen, wo das Rhabdom an seinem distalen Ende sich spaltet, kann man sich bei Betrachtung der Längsschnitte (Fig. 1) schwer von dem Gedanken trennen, daß die einzelnen Rhabdomeren Fortsetzungen der Kristallkegelzellen seien. Dennoch erweist sich diese Ansicht als unhaltbar, wenn man die Querschnitte in Betracht zieht. Auf diesen sieht man, daß die vier Kristallkegelzellen (Fig. 1*b*, 1*c*, 1*d*) jedenfalls keine Kontinuität mit den fünf Rhabdomen (Fig. 1*e*) haben können, daß dagegen die letzteren zu den fünf Zellen der Retinula gehören.

c. Retina und Nerven.

Die Retinaschicht von *Branchipus* besteht ausschließlich aus Sehzellen (Fig. 1 *rtz*), welche ohne Zwischenräume dicht aneinander gedrängt sind. Den »Mangel von Pigmentzellen zwischen den Nervenstäben und Kristallkegeln« hat schon Claus (86, S. 52) beobachtet. Jede Retinula besteht aus fünf Zellen, was man auf Querschnitten durch die Stäbchenregion (Fig. 1*e*, 1*f*) deutlich feststellen kann. Die distalen Enden der Sehzellen laufen bis in den Raum zwischen den Gruppen der Kristallkegelzellen (Fig. 1) und dort verlieren sie mehr oder weniger ihre fünfstrahlige Anordnung, was dadurch entsteht, daß die Zelle einer Retinula zwischen die der benachbarten Retinula sich hineinschiebt; in diesem Falle erscheint eine Gruppe der Kristallkegelzellen oft nicht von fünf, sondern von sechs oder mehr Retinazellen umgeben (Fig. 1*d*), wobei eine und dieselbe Retinazelle (*rtz*) am Aufbau zweier benachbarter Gruppen teilnimmt.

Das Plasma der langen Retinazellen (Fig. 1 *rtz*) zeigt längsfibrilläre Struktur, welche basalwärts immer deutlicher wird und endlich in die fibrilläre Struktur der Nervenfasern (*N*) übergeht. In dem distalen Endteile der Sehzelle ist das Plasma gewöhnlich dichter und deswegen stärker färbbar. Die Zellkerne liegen auch ganz distal und sind, entsprechend der stark verlängerten Gestalt der Sehzellen, ebenfalls in die Länge gezogen.

Auf dem Querschnitt der Retinula findet man die zentrale Region der strahligen Zellgrenzen durch Entwicklung cuticula-ähnlicher Zwischenwände ausgezeichnet, die ich Grenzmembranen nennen möchte. Die axialen Enden der Retinulazellen zwischen diesen stark färbbaren strahligen Grenzmembranen sind durch fünf, ebenso dunkel färbbare, Rhabdomere besetzt, welche zusammen ein fünfeckiges Rhabdom (*ra*) bilden. Die Angabe von CLAUS, daß das Rhabdom »auf dem Querschnitt nicht regelmäßig pentagonal, sondern mehr rundlich vierseitig« aussieht (86, S. 53), ist unrichtig und beruht darauf, daß vollständig genaue Querschnitte sehr schwer zu bekommen sind, auf den Schnitten aber, die etwas schief verlaufen, erscheint natürlich der Durchschnitt des Stäbchens als ein abgerundetes, mehr oder weniger verlängertes Viereck. Im Zentrum zwischen den Rhabdomeren befindet sich oft ein feiner Kanal (Fig. 1, 1*f*, *rk*). Die Rhabdome erstrecken sich von der Basalmembran (Fig. 1*bm*) bis an die proximalen Enden der Kristallkegelzellen (*kgz*). Kurz vor dieser Stelle gehen die Retinazellen mit ihren Rhabdomeren divergierend auseinander (Fig. 1, 1*e*). Auf diese Weise entsteht eine kelchartige Erweiterung, in welche die proximale Partie einer Kristallkegelzellengruppe eingeschoben wird. Die Rhabdomere, welche auf Querschnitten eine etwa dreieckige Gestalt zeigen, sind an dieser Erweiterungsstelle mehr abgeplattet und begleiten den axialen Rand der Sehzellen als ein dünner, allmählich verschwindender, stark färbbarer Saum.

Ich habe die Rhabdome auf sehr dünnen, intensiv gefärbten Schnitten mit stärksten Vergrößerungen (ZEISS, Obj. 2 mm, Oc. 12, 18) untersucht und konnte in ihnen keine deutliche Struktur nachweisen. Ich kann daher auch nicht die Angabe HESSES (01) bestätigen: daß die Rhabdome der Arthropoden aus Stiftchensäumen bestehen. Ich konnte jedoch auf der Grenze der Rhabdome und des zugehörigen Plasmas der Retinulazelle eine Erscheinung beobachten, welche HESSE in folgenden Worten beschreibt: »Besonders in einer Zone, die an den Saum direkt anstößt, und kaum breiter ist als dieser selbst, treten die Fibrillen (d. h. Nervenfibrillen) deutlich hervor, weil zwischen ihnen hier keine Granulationen des Zellplasmas liegen, die weiter im Innern der Zelle die Fibrillen teilweise oder ganz verdecken. Diese Zone kehrt sehr häufig in der Nachbarschaft der Stiftchensäume wieder; wir wollen deshalb zur Erleichterung der Beschreibung einen besonderen Namen für sie einführen: sie heiße Schaltzone« (01, S. 351). Diese Zone, welche ich nicht nur längs der Rhabdome, sondern auch, wie ich bereits oben erwähnte, in den Kristallkegelzellen um die Kristallkegel und um einige Kerne (Fig. 1, 1*b*, 1*c*, 1*e*, 1*f*, *alv*) beobachtet habe, ist meiner Ansicht nach nur ein Alveolarsaum, welcher nach Bütschli an der Oberfläche des alveolären Plasmas oder bei der Berührung des letzteren mit festen Gegenständen dadurch entsteht, daß »die Waben der äußersten Schicht stets senkrecht zur Oberfläche gerichtet sind« (92, S. 152).

Gegen die Angabe von Hesse, daß »einzelne Stiftchen das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bilden, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Zentralorgan (Ganglion opticum oder Gehirn) geht« (01, S. 462), möchte ich einwenden, daß es mir gar nicht gelang, irgend welche von dem übrigen Plasma differente Neurofibrillen in den Sehzellen und in den Nervenfasern zu finden. Ich habe oft Bildungen beobachtet, die auf den ersten Blick eine auffallende Ähnlichkeit mit Neurofibrillen hatten, nach dem genaueren Studium aber sich nicht als solche erwiesen haben. Eines dieser Beispiele ist auf den Fig. 4 und 4*a* dargestellt. Auf Längsschnitten durch die Retinulazellen (Fig. 4) sehen wir häufig dunkle wellenförmige Fäden (*gm*), welche an den Rhabdomen verlaufen und leicht für Neurofibrillen gehalten werden könnten. Der Vergleich mit den Querschnitten (Fig. 4*a*) zeigt aber sofort, daß diese fadenförmigen Gebilde nichts andres sind, als die früher von mir erwähnten Grenzmembranen (*gm*).

Die Frage nach den lichtempfindlichen Endorganen der Branchiopodenaugen veranlaßte mich, die Beziehung zwischen den Sehzellen und ihren Nerven, ebenso wie die Struktur der Nervenfasern des Auges genauer zu beachten.

Auf Längsschnitten durch das Komplexauge (Fig. 1) erkennt man deutlich, daß die Retinulazellen (*itz*) in der Nähe der Basalmembran (*bm*) schmäler werden, durch die Löcher der letzteren hindurchgehen, und sich proximalwärts von ihr als Nervenfasern (*N*) fortsetzen. Die Richtigkeit dieses Bildes kann man auch auf Querschnitten (Fig. 1*d*—1*h*) sicher nachweisen.

Die feinere Struktur der Nervenfasern untersuchte ich mit der

Hoffnung, auch bei den Branchiopoden die Neurofibrillen zu finden, welche so oft bei andern Tiergruppen beschrieben wurden. Auf den Fig. 2 und 3 sind Querschnitte durch je einen der Nervenstränge dargestellt, aus welchen die, zwischen der Basalmembran und dem Ganglion opticum sich erstreckende, sog. Nervenbündelschicht besteht. Jeder Nervenstrang besteht aus einigen Nervenfasern, welche von ziemlich dicken, dunkel färbbaren Wänden begrenzt sind. In der Mitte jeder Nervenfaser sieht man einen dunklen Punkt (*knp*), der leicht für den Querschnitt durch eine Neurofibrille gehalten werden kann. Doch wenn wir dünne (2 μ), entpigmentierte, und stark gefärbte, im Wasser eingeschlossene Quer- und Längsschnitte (Fig. 3 und 3*a*) miteinander vergleichen, so finden wir, daß die Nervenfasern eine wabige Struktur haben, wobei die Alveolen in der Längsrichtung der Fasern verlängert sind, und auf dem Querschnitt in einfacher Schicht strahlig angeordnet sind. An den Stellen, wo die zentralen Wabenkanten sich miteinander vereinigen, bildet sich auf diese Weise eine scheinbare Fibrille mit streckenweise verdickten Knotenpunkten (*knp*), welche namentlich auf Querschnitten an eine Neurofibrille erinnert. Mit den angewendeten Färbungen verhielt sie sich jedoch nicht anders als das übrige Plasmagerüst der Nervenfaser.

Man findet außerdem sowohl auf Quer- als auch auf Längsschnitten dunkelgefärbte fibrillenartige Gebilde (Fig. 1*h*, 2, 3, 3*a*, *Nv*), welche aber zwischen den Nervenfasern als Verdickungen ihrer Wände verlaufen, und deswegen nicht als Neurofibrillen gedeutet werden können, sondern den strahlenartigen Grenzmembranen der Retinulazellen wohl entsprechen, obgleich ich einen direkten Übergang zwischen diesen beiden Gebilden nicht verfolgen konnte. Die Bedeutung dieser Verdickungen kann vielleicht darin liegen, daß sie die Festigkeit der Retinulae und der Nervenfasern erhöhen.

Die braunschwarzen Pigmentkörnchen (Fig. 1, 1*h*, 2 *p*) sind nicht nur in den Retinulazellen verteilt, sondern gehen auch in die distalen Partien der Nervenfasern über, wo sie gewöhnlich am Rande der Fasern in regelmäßigen Reihen liegen (Fig. 1 *f*—*h*).

Die Retinaschicht von *Limnadia* (Fig. 5) zeigt eine Differenzierung in Seh- (*rtz*) und Stützzellen (*stz*). Jede Retinula (Fig. 5 *c*—*f*) besteht aus fünf Zellen (*rtz*) und enthält in ihrer Achse ein fünfteiliges Rhabdom (*ra*). Die Kerne der Sehzellen sind kugelförmig und liegen in dem proximalen Teil der Zellen in der Nähe der Basalmembran (Fig. 5 *bm*), alle in gleicher Entfernung von dieser. Das Plasma zeigt längsfibrillären Bau (Fig. 5), und an der Berührungsstelle mit den Rhabdomeren bildet es einen Alveolarsaum (*alv*).

Ebenso wie bei *Branchipus* ist auch hier das Plasma in den distalen Endteilen der Sehzellen dichter. Im Gegensatz zu *Branchipus* aber, wo das dichtere Plasma gleichmäßig am Ende der Zellen verteilt ist, bildet es bei *Limnadia* eine Art von Einschlußkörpern (Fig. 5 *rtze*), welche mehr oder weniger kugelige Gestalt haben und oft sehr deutliche Netzstruktur zeigen. Außer diesen Gebilden, welche vielleicht den von Hesse in den Sehzellen von *Eucalanus elongatus* beschriebenen (01, S. 350), homogenen Binnenkörpern entsprechen, finden wir in den distalen Partien der Retinazellen von *Limnadia* noch sehr viele stark färbbare Körnchen eingeschlossen.

Die Fünfteiligkeit des Rhabdoms von *Limnadia* ist schwieriger nachzuweisen, als dies bei *Branchipus* der Fall war. Kein mittlerer Kanal des Rhabdoms und keine strahlenförmigen Grenzmembranen der Retinulazellen existieren hier (Fig. 5 *e*). Das distale Ende des Rhabdoms (Fig. 5 *ra*) liegt unmittelbar unter dem Kristallkegel (*kg*) und ist abgerundet. Das proximale Ende befindet sich etwa auf der Höhe der Sehzellenkerne. Das Rhabdom ist also viel kürzer als die Sehzellen.

Das Pigment (Fig. 5, 5*a*—*h*, *p*) ist nicht nur in den Sehzellen (*rtz*) und den distalen Partien der von ihnen ausgehenden Nervenfasern (*N*), sondern auch in den proximalen Teilen der Kristallkegelzellen (*kgz*) und in den Stützzellen (*stz*) verteilt.

Die letzteren werden oft Pigmentzellen genannt; diesen Namen verdienen sie aber wohl nicht, weil die Menge des in ihnen enthaltenen Pigments kleiner ist als die in den Sehzellen. Die Stützzellen erfüllen den Raum zwischen den Kristallkegeln, den Retinulae und setzen sich auch noch unter die Basalmembran zwischen die Fasern der distalen Partie der Nervenbündelschicht (Fig. 5 *stz*) fort. Von den Sehzellen unterscheiden sie sich durch die ovale Form und die Lage ihrer Kerne, welche unregelmäßig (nicht in einer Reihe, wie die der Sehzellen) verteilt sind.

d. Basalmembran.

Die Basalmembran von *Branchipus* ist eine, etwa 1,5 μ dicke, dunkel färbbare Lamelle (Fig. 1 *bm*), welche die Retinaregion von der Nervenbündelschicht trennt. Man beobachtet sie am bequemsten auf Querschnitten durch das Auge (Fig. 1*g*), wo diese Membran in Flächenansicht erscheint. Kleine, abgeplattete Kerne (*n*), deren

Größe und Beschaffenheit an die Zellkerne der Hypodermis erinnern, liegen in der Basalmembran verteilt, was ihre zellige Natur beweist, obwohl es mir nicht gelang, die Zellkonturen zu unterscheiden. Die Membran besitzt zahlreiche Löcher, welche in parallelen Reihen angeordnet sind und zum Durchtritt der Nervenfasern dienen. Die Rhabdome stützen sich mit ihren proximalen, etwas erweiterten Enden auf die Eckpunkte zwischen je vier der Löcher, so daß die Nervenfortsätze der fünf, zu einer Retinula gehörigen, Zellen durch diese vier benachbarten Löcher durchgehen müssen. In jedem Loch sieht man also Querschnitte von fünf Retinulazellen: je einer Zelle von drei verschiedenen Retinulae und zwei Zellen von der vierten Retinula.

Die Basalmembran von *Limnadia* (Fig. 5 *bm*) ist noch dünner; ihre Dicke beträgt weniger als 1 μ. In der Membran selbst konnte ich keine Zellkerne nachweisen, dagegen existieren hier besondere zellige Auswüchse der Membran (Fig. 5, 5*f*, *bma*), welche gewöhnlich unter den Rhabdomen, d. h. zwischen den proximalen Partien der Sehzellen jeder Retinula, sich befinden. Diese Auswüchse, von welchen ich in meiner früheren Abhandlung über *Limnadia* (04) geschrieben habe, indem ich sie »kolbenförmige Gruppen von ganz kleinen Zellen« nannte, ohne ihre morphologische Bedeutung genauer anzugeben, bestehen jeder aus einigen (meistens drei bis vier) verlängerten Zellen. Ihr Plasma besitzt fibrillären Bau und ist stärker tingierbar als das der umgebenden Seh- und Stützzellen. Die Kerne sind sehr klein, sie besitzen etwa die Größe der Kerne der Blutkörperchen (Fig. 5 *bz*). Dieser Umstand, ebenso wie das Vorkommen der Blutkörperchen zwischen den Zellen der Retinulaschicht, legten mir den Gedanken nahe, daß die betreffenden Gruppen aus Blutzellen beständen. Die Beschaffenheit des Plasmas und der allmähliche Übergang in die Basalmembran beweisen jedoch, daß die Zellgruppen zu dieser Membran als Auswüchse gehören.

Es war mir leider nicht möglich, die interessante Frage über die Entstehung dieser zelligen Basalmembran im Laufe der Entwicklung der Branchiopodenaugen zu erforschen. Die Ähnlichkeit der Membran mit der Hypodermis läßt mich jedoch vermuten, daß sie als ein Produkt der Einstülpung der Hypodermis zu betrachten ist.

2. Einfaches Auge.

Die Histologie der einfachen Augen hat Claus (86 und 91) zuerst festgestellt. Später (01) untersuchte Hesse den Bau der Retinazellen in dem Medianauge von *Branchipus*, und in letzterer Zeit erschien eine monographische Beschreibung der einfachen Augen einiger Branchiopoden von Zograf (04). In diesen Arbeiten finden wir keine Angaben über das einfache Auge von *Limnadia*. Indessen sind gerade hier die histologischen Elemente sehr deutlich ausgeprägt, und ich möchte das Organ von *Limnadia* als typisches betrachten.

Im Gegensatz zu den Komplexaugen besitzt das Medianauge (Fig. 6) keinen lichtbrechenden Apparat. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß in den Retinulazellen der Komplexaugen Pigment vorkommt, welches nach den Untersuchungen von Szczawinska (90) und Exner (91) Verschiebungen erfährt, und damit die Beleuchtung der Sehzellen reguliert. Diese letztere Fähigkeit fehlt der Retina des einfachen Auges vollständig. In ihren Sehzellen finden wir kein Pigment; es ist in besonderen Pigmentzellen enthalten, welche die früher beschriebenen Pigmentbecher bilden.

a. Retina.

Die Sehzellen des Medianauges von *Limnadia* (Fig. 6, 6*a*—*c*, *rtz*) sind in allen vier Bechern gleich gebaut. Sie sind längsgezogene, zylinderförmige Körper, welche dicht aneinander gedrängt sind. Ihre proximalen Teile haben auf Querschnitten mäandrische Konturen, wie es Fig. 6*c* darstellt. Die mittleren Partien der Zellen (Fig. 6*b*) besitzen mehr rundliche Querschnitte, so daß hier intercelluläre Räume vorhanden sind. Die distalen Zellenden (Fig. 6*a*), welche die Kerne enthalten, sind auf Querschnitten hexagonal, werden in der Richtung zu der Oberfläche schmäler und gehen endlich in die Nervenfasern (Fig. 6 *N*) über.

Die Zellkerne sind kuglige oder etwas ovale Körper mit einem großen Nucleolus und einem deutlichen breitmaschigen Netzgerüst. Sie entsprechen ihrer Größe und ihrem Bau nach den Kernen der Seh-, Stütz- und Kristallkegelzellen in den Komplexaugen von *Limnadia*.

Die Struktur des Plasmas der Retinazellen hat schon Claus (91) als feinfaserig bezeichnet. Zograf findet bei *Apus*, daß »diese Fäserchen aus linienförmig gesammelten, feinsten Körnchen bestehen« (04, S. 28). Auf meinen Präparaten (Fig. 6, 7) sieht man bei genauerem Studium, daß in der Retina des einfachen Auges von *Limnadia*, ebenso wie in den Sehzellen der vorher besprochenen Komplexaugen (Fig. 4), zwischen den plasmatischen Längslinien

Querverbindungen existieren. Dieser Umstand, sowie die Ausbildung von typischen Alveolarsäumen (Fig. 6, 6*a*, 6*c*, 7 *alv*), wobei zwischen den letzteren und dem übrigen Zellplasma allmähliche Übergänge zu finden sind, lehren uns, daß wir es hier mit einer Wabenstruktur zu tun haben. Die äußersten Alveolen der Plasmamasse der Retinazellen des Medianauges stehen rechtwinklig zur Oberfläche, und die im Innern der Zelle sich befindenden ziehen in längsfaserigen Reihen (Säulchen) (Fig. 7) parallel zur Längsachse. Ich bin der Meinung, daß Hesse die Längswände dieser Alveolenreihen als Fibrillen beschrieben hat, welche im Zellinnern verlaufen sollen (01, p. 351).

In der Umgebung des Zellkernes finden wir Anhäufungen von dichterem Plasma (Fig. 6, 6*a*, 7 *rtze*). Sie sind ähnlich den Einschlußkörpern, welche ich bei der Beschreibung der Komplexaugen von *Limnadia* erwähnte, unterscheiden sich aber von ihnen durch die Mannigfaltigkeit ihrer Form. Es gibt unter ihnen kugelige, ovale, strang- und leistenförmige Körper; auf Querschnitten erscheinen sie außerdem oft als hohle Zylinder oder halbmondförmige Leisten, welche letztere die Zellkerne und die andern Einschlußkörper umgreifen. Ebenso wie in den Komplexaugen zeigen diese Einschlüsse des einfachen Auges sehr deutliche Netzstruktur (Fig. 7 *rtze*), welche von der des übrigen Zellplasmas sich dadurch unterscheidet, daß das Gerüstwerk des Netzes dicker ist, was ein dunkleres Aussehen der Einschlußkörper hervorruft.

Die Tatsache, daß diese Anhäufungen dichteren Plasmas sowohl in den zusammengesetzten als auch in den einfachen Augen die äußerste Region der Sehzellen einnimmt, das heißt die Region, welche der Lichtwirkung zunächst ausgesetzt ist, läßt daran denken, daß sie eine gewisse Rolle bei der Lichtwahrnehmung spielt.

Außer diesen dunkleren Plasmapartien finden sich im Plasma der Sehzelle eine Menge kleiner kugeliger Körnchen.

Irgend welche differenten Neurofibrillen konnte ich weder in den Sehzellen selbst, noch in den Nervenfasern des einfachen Auges bemerken. Die feinere Struktur der Nervenfasern ist ähnlich der, auf den Fig. 3 und 3*a* abgebildeten der Nervenfasern des Komplexauges.

Claus fand in den Medianaugen sämtlicher Branchiopoden mit Ausnahme von *Limnetis* »stiftförmige Cuticularstäbchen« (91). Zograf bestätigt diese Beobachtung und findet dieselben Gebilde, welchen er konische oder zylindrische Form zuschreibt (04, S. 21), auch bei

Limnetis. Eine ganz andre Auffassung dieser Gebilde entwickelt dagegen HESSE für *Branchipus.* Nach ihm sind die sog. Stäbchen »ganz schmale Säume von der Ausdehnung des sie tragenden Zellrandes« (01, S. 351).

Meine Querschnitte durch das einfache Auge von *Limnadia* (Fig. 6 *c*, *r*) bestätigen diese letztere Meinung. Man sieht dort, daß beinahe sämtliche mäandrischen Konturen der inneren Partien der Sehzellen aus einem dunkel färbbaren Saume (*r*) bestehen, welcher nur auf Längsschnitten stiftchenartig erscheinen kann (Fig. 6). Auf Längsschnitten jedoch, welche die oberflächliche Partie einer Zelle getroffen haben (Fig. 7 *r*), sieht man gleichfalls deutlich, daß die proximale Partie der Retinazelle von einer homogenen Hülle umfaßt wird. Denselben Charakter der sog. Stäbchen konnte ich auch im Medianauge von *Branchipus* beobachten. Ich bin aber nicht mit HESSE einverstanden, welcher diese Zellsäume für Stiftchensäume hält und ihnen die Rolle der percipierenden Endorgane zuschreibt. Es ist mir nicht gelungen in diesen Säumen eine deutliche Struktur nachzuweisen; doch sehe ich in ihnen häufig Linien, welche in der Querrichtung verlaufen und ein, dem benachbarten Alveolarsaume ähnliches Bild hervorrufen. Die Vermutung von BÜTSCHLI, CARNOY und FROMMANN, daß »Zellmembran und Cuticulae durch Erhärtung der äußersten Plasmalage, d. h. der Alveolarschicht entstehen können« (BÜTSCHLI, 92, S. 156), macht für uns den alveolären Bau der dunklen Zellsäume sehr wahrscheinlich.

Mit meiner Annahme, daß diese Gebilde keine nervösen Endorgane sind, sondern irgend welche andre Funktion, vielleicht die der Lichtreflexion oder nur der Festigkeit, worauf ihre mäandrische Konturen deuten, erfüllen, stimmt das Fehlen der Neurofibrillen in den Retinazellen überein[1]. Die hellen Alveolarsäume (Fig. 6, 6 *a*, 6 *c*, 7 *alr*), welche HESSE als »Schaltzone« in der Nachbarschaft der Stiftchensäume beschreibt, finde ich auf meinen Präparaten nicht nur an den dunklen Säumen, sondern häufig an den Zellgrenzen, wo kein Saum vorhanden ist, ebenso um die Zellkerne. Diese Tatsache, welche ich schon bei der Beschreibung der Komplexaugen erwähnte, zeigt die

---

[1] Bei Durchsicht vorliegender Arbeit meines geschätzten Schülers erlaube ich mir die Bemerkung zuzufügen, daß ich mich seiner obigen Meinung hinsichtlich der Bedeutung dieser Säume nicht anschließen kann, sondern sie für den Rhabdomen der Komplexaugen analoge Einrichtungen erachte. Ich muß sie daher auch so lange für perzipierende Teile erachten, als diese Ansicht für die Rhabdombildungen des Komplexauges als gültig erachtet wird. O. BÜTSCHLI.

Unwahrscheinlichkeit der Hesseschen Annahme, daß die in der »Schaltzone« verlaufenden Linien Neurofibrillen sind, welche mit den Stiftchen des dunklen Saumes, als ihren Endorganen, in Verbindung stehen sollen.

b. Pigmentlage.

Was die eigentliche Wand der vier Augenbecher betrifft, so unterscheiden die Autoren in ihr gewöhnlich: eine proximale Pigmentschicht und eine distale, unmittelbar die Retinazellen berührende Tapetumschicht. Dasselbe Bild fand auch ich bei einigen Exemplaren von *Limnadia*. Bei andern dagegen ist, wie ich es in meiner früheren Arbeit (04, Fig. 41 *III*, *IV*) abgebildet habe, der ganze Raum zwischen den Retinae der vier Augenteile mit pechschwarzem Pigment gefüllt; hier fehlt also anscheinend die Tapetumschicht. Leider hatte ich kein lebendiges Material zu meiner Verfügung gehabt, um eventuell Experimente zur Erklärung dieser Erscheinung anzustellen. Doch vermute ich, daß wir es hier mit einer sog. »photomechanischen Wirkung« zu tun haben, welche Exner in folgenden Worten beschreibt. Die meisten Decapoden, sagt er: »besitzen in ihrer Netzhaut ein körniges Tapetum, das die hinteren Enden der Sehstäbe umhüllt und als Reflexionsapparat wirkt. Bei Belichtung des Auges schiebt sich erstens zwischen das Rhabdom des Sehstabes und die Tapetummasse bei vielen Tieren schwarzes Pigment von hinten nach vorn und behindert demnach die Reflexion; auch wo dieses nicht geschieht, lagert sich zweitens die größte Masse des Pigments an die vorderen Enden der Sehstäbe, diese umhüllend, und von ihnen das Licht abblendend« (91, S. 111).

Die Einrichtung der Pigmentzellen in dem einfachen Auge von *Limnadia* stimmt mit dem ersten der von Exner beschriebenen Vorgänge. Auf entpigmentierten Schnitten durch das Auge (Fig. 6, 6*d*) finden wir, daß die Augenbecherwand wirklich zwei Schichten zeigt, von welchen die proximale aus Pigmentzellen (*pz*), die distale aus eigentümlichen Verästelungen dieser Zellen (*pzf*) besteht. Jede Pigmentzelle schickt nämlich mehrere Fortsätze aus, welche distalwärts ziehen und zwischen der Retina- und der Pigmentzellenlage ein kompliziertes Geflecht bilden. Das Plasma der Pigmentzellen selbst ist nur wenig, das der Fortsätze dagegen viel dunkler tingierbar und zeigt sogar nach der Entpigmentierung körnigen Bau. Die Kerne, welche in der Mitte der Pigmentzellen liegen, sind oval und viel kleiner als die der Retinazellen.

Auf Grund der Untersuchungen Exners möchte ich also die Verästelungen der Pigmentzellen als eine Tapetumschicht auffassen, welche als Reflexionsapparat bei schwacher Belichtung des Auges dient. Bei starker Belichtung wandern dagegen die Pigmentkörnchen in die Zellfortsätze, und so entsteht anstatt des lichtreflektierenden ein lichtabsorbierender Apparat. Auf den meisten meiner Präparate finde ich den letzteren Zustand, was ich damit in Zusammenhang bringe, daß die Mehrzahl meiner Limnadien auf der Fundstätte bei vollem Sonnenlicht konserviert wurden.

3. Frontalorgane.

a. Dorsales Frontalorgan.

Claus unterscheidet in dem dorsalen Frontalorgan von *Branchipus* zwei Arten von Zellen: »eine kolossal vergrößerte Hypodermiszelle« und »in deren Peripherie unterhalb der kleinzelligen oberflächlichen Hypodermisschicht ein Kranz von Ganglienzellen« (86, S. 38). Bei *Artemia* verhält sich die Sache nach Spencer (02, S. 520) etwas anders: »Zwischen den großen, wohl der Hypodermis zugehörigen, bzw. durch deren Umwandlung entstandenen Zellen befinden sich Fortsätze der langen spindelförmigen Zellen« (Ganglienzellen). Zograf findet bei *Streptocephalus auritus* keine vergrößerten Hypodermiszellen, und »die terminalen Zellen« des Frontalorgans, sagt er: »besitzen dieselbe Form, welche Spencer für *Artemia* beschrieben hat«.

Auf meinen Schnitten durch den Kopf von *Branchipus stagnalis* finde ich ein Bild, welches der oben angeführten Beschreibung von Claus entspricht. Ich finde (Fig. 10 *Fr.o.d*) beiderseits des einfachen Auges je eine sehr große Zelle, deren Kern durch mehrere Kernkörperchen ausgezeichnet ist. In ihrer Umgebung liegen noch andre solche, mehr oder weniger vergrößerte Zellen; eine ähnliche Kernstruktur besitzen außerdem einige Zellen im Cerebralganglion (Fig. 10 *G.Ag.c*). Die bipolaren Ganglienzellen (*siz*), welche hier als Sinneszellen funktionieren, liegen nicht nur in der Umgebung der Riesenzelle, wie das Claus beschreibt, sondern schieben sich mit ihren distalen verengten Teilen zwischen die Riesenzelle und die Cuticula herein. Aus dieser Beschreibung folgt, daß die Riesenzellen keine direkte Bedeutung für die Sinneswahrnehmung haben. Diese Auffassung wird durch den Vergleich mit dem dorsalen Frontalorgan andrer Branchiopoden bestätigt, wo die Riesenzellen vollständig fehlen. Dies ist, wie erwähnt bei *Streptocephalus auritus* der Fall. Ich habe das gleiche bei *Branchipus grubei* beobachtet (Fig. 12 *Fr.o.d*), wo das dorsale Frontalorgan aus zwei, beiderseits des Medianauges liegenden, bis an die Cuticula reichenden Gruppen von Sinneszellen (*siz*) besteht. Die Sinneszellen besitzen nicht die charakteristische Form der bipolaren Ganglienzellen, sie haben eine verlängerte Gestalt, dementsprechend einen ovalen Kern und längsfaserige Plasmastruktur. Die bei *Branchipus stagnalis* geschilderten, mit vergrößertem Kerne und mehreren Kernkörperchen versehenen Zellen finde ich auch bei *Branchipus grubei*, aber nur in dem Cerebralganglion (Fig. 12 *G.Ag.e*).

Bei *Limnadia* sind die Endzellen des dorsalen Frontalorgans sehr schwer zu beobachten, da sie in der Hautfalte des Auges liegen, deren Dicke 40 μ nicht übertrifft, und welche deswegen beim Schneiden häufig beschädigt wird. Man sieht hier, daß die beiden Nervenstränge des Frontalorgans (Fig. 16 *N*) in der Nähe der Augenkammeröffnung sich in die Sinneszellen (*siz*) erweitern. Weder die Zellgrenzen, noch die Zahl der Kerne konnte ich jedoch feststellen. Das Plasma der Sinneszellen ist deutlich längsfibrillär; nur in der Umgebung des Kernes zeigt es einen netzförmigen Bau. Die distalen Partien dieser Zellen endigen in den zwei, schon früher beschriebenen cuticularen Zipfeln (Fig. 14, 16 *Fr.o.d.z*).

Die stäbchenartigen Gebilde, welche Spencer (02, S. 520) in den Sinneszellen des dorsalen Frontalorgans von *Artemia* (jedoch nur bei einigen Individuen) findet, konnte ich weder bei *Branchipus* noch bei *Limnadia* nachweisen.

b. Ventrales Frontalorgan.

Die Kolbenzellen des ventralen Frontalorgans von *Branchipus* sind nach Claus »durch eigentümliche scharf konturierte und stark glänzende Einlagerungen ausgezeichnet, welche . . . . . in Form drei- und mehrzinkiger Nadeln an gewisse Kieselspicula der Silicospongien erinnern« (86, S. 39). Spencer korrigiert diese Beschreibung, indem er sagt, daß die »mehrstrahligen Gebilde« nicht in den Zellen, sondern »inmitten von Zellgruppen« liegen (02, S. 520).

Diese letztere Auffassung kann ich für das ventrale Frontalorgan von *Branchipus* und von *Limnadia* bestätigen. Ich habe schon früher die Ähnlichkeit dieses Organs mit dem einfachen Auge gezeigt. Jetzt möchte ich hinzufügen, daß die »mehrstrahligen Gebilde« nichts andres als die sog. »Stäbchen« oder die dunklen Grenzsäume sind (Fig. 8, 8 *a*, 9, 9 *a*, 11 *r*), welche wir an den Retinazellen des Medianauges beobachtet haben. Bei *Limnadia* finde ich ganz deutliche Alveolarsäume (Fig. 8 *a*, 9 *a*, *alr*) neben diesen Gebilden in den

Sinneszellen des ventralen Frontalorgans. Eine noch größere Ähnlichkeit mit den Retinazellen des Medianauges verleihen diesen Sinneszellen Einlagerungen von dichterem Plasma, welche den Zellkern umgeben (Fig. 8 *a*, *rtze*).

Das entsprechende Organ von *Branchipus* besteht ausschließlich aus den eben geschilderten Zellgruppen. Bei *Limnadia* finden wir außerdem noch eine große Sinneszelle, welche dem, zwischen den beiden Nerven des dorsalen Frontalorgans verlaufenden, Strang des ventralen Frontalorgans als Endzelle dient. Diese Zelle (Fig. 14, 15 *siz*) besitzt einen Kern, dessen Größe dem der Retinazellen des einfachen Auges gleicht. In dem Plasma, welches schwächer als das der umgebenden Hypodermiszellen färbbar ist, befinden sich eine große oder mehrere kleine Vacuolen. Am distalen Ende der Zelle zeigt das Plasma fibrillären Bau. Dieses Ende grenzt direkt an die Cuticula (*cu*) zwischen den Hypodermiszellen. Das proximale Ende der Zelle geht in die Nervenfaser (*N*) über. Die umgebenden Hypodermiszellen (*epd*) schicken ebenfalls proximale Fortsätze (*epdf*) aus, die den Nervenstrang eine Strecke weit begleiten.

In demselben Organ von *Apus* (Fig. 13) finde ich, wie schon früher erwähnt wurde, keine den Retinazellen des Medianauges ähnlichen Gebilde, sondern nur drei Sinneszellen (*siz*), welche wahrscheinlich bis zur Cuticula (*cu*) reichen, und zwischen welchen keine dunkle Grenzsäume nachzuweisen sind. Die Zellen enthalten je einen großen oft länglichen Kern. Diese Zellen entsprechen also der großen Endzelle von *Limnadia*, doch fehlen ihnen die Vacuolen, und ihr Plasma ist ziemlich dunkel färbbar. In dem distalen verengten Teile der Zellen zeigt das Plasma längsfibrilläre Struktur.

Wenn wir die Angaben über die Frontalorgane der Branchiopoden kurz zusammenfassen, so unterscheiden wir bei ihnen zwei Haupttypen.

Erstens können die Endzellen des Organs bis zur Cuticula reichen, was ihre Funktion als Tastorgane wahrscheinlich macht. Zu diesem Typus gehören: die dorsalen Frontalorgane von *Branchipus*, *Limnadia*, *Limnetis* und das ventrale Frontalorgan von *Limnetis*, wahrscheinlich auch das von *Apus*, zum Teil auch das von *Limnadia*.

Zweitens können die Endzellen von dem Integument mehr oder weniger entfernt liegen, wie es z. B. in den ventralen Frontalorganen von *Branchipus* und zum Teil auch von *Limnadia* der Fall ist. Über die Bedeutung dieser Organe ist es schwer etwas Bestimmtes zu sagen. Doch macht ihre innige Verbindung mit den einfachen Augen, sowie die Ähnlichkeit ihres histologischen Baues mit dem Medianauge es wahrscheinlich, daß diese, vom Integument abgesonderten Sinneszellgruppen nichts andres als reduzierte Partien des einfachen Auges sind.

Heidelberg, im Oktober 1904.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

92. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

85. J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.

90. —— Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und Arachnoideen. Biol. Centralbl. Bd. IX.

96. C. CHUN, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca zoologica. Bd. VII. Heft 19.

63. C. CLAUS, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abhandl. der Kgl. Ges. der Wiss. zu Göttingen. Bd. XVIII. (Sonderdruck).

86. —— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia, nebst vergleichenden Bemerkungen über andre Phyllopoden. Arb. zoolog. Inst. Wien. Bd. VI.

91. —— Das Medianauge der Crustaceen. Ibid. Bd. IX.

91. S. EXNER, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.

79. H. GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.

79. C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden. Arb. zoolog. Inst. Wien. Bd. II.

01. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschrift. Bd. LXX.

64. F. LEYDIG, Das Auge der Gliedertiere. Tübingen.

04. M. NOWIKOFF, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII.

91. G. H. PARKER, The Compound Eyes in Crustaceans. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXI.

86. W. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VI, oder Journ. of Morphology. Vol. I (1887).

90. —— Is the Ommatidium a Hair-bearing Sense-Bud? Anat. Anz. Jahrg. 5.

96. G. O. Sars, Fauna Norvegiae. Bd. I. Christiania.

02. K. W. Spencer, Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI.

90. W. Szczawinska, Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés. Arch. de Biologie. T. X.

92. H. Viallanes, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropods. I. La Morphologie de l'œil de la Langouste. Ann. sciences nat. Zool. Ser. VII. Tom. XIII.

90. S. Watase, On the Morphology of the Compound Eye of Arthropods. Studies Biol. Lab. John Hopkins Univ. Vol. IV.

04. N. v. Zograf, Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

Ag.e, einfaches Auge (Medianauge);
Agk, Augenkammer;
alv, Alveolarsaum;
bm, Basalmembran;
bma, Auswüchse der Basalmembran;
bz, Blutkörperchen;
Cbr, Cerebralganglion;
ck, Zentralkörper d. Cerebralganglions;
cu, Cuticula;
epd, Hypodermis;
epdf, Fortsätze der Hypodermiszellen:
Fr.o.d, dorsales Frontalorgan;
Fr.o.d.z, Zipfel des dorsalen Frontalorgans;
Fr.o.v, ventrales Frontalorgan;
G.Ag.e, Ganglion des einf. Auges;
gm, Grenzmembran der Retinazellen;
gz, Ganglienzellen;
kg, Kristallkegel:
kgz, Kristallkegelzelle;
N, Nerv;
n, Nucleus;
Psb, Neuropil;
p, Pigmentkörnchen;
pz, Pigmentzelle;
pzf, Fortsätze der Pigmentzellen;
r, dunkler Grenzsaum:
ra, Stäbchen (Rhabdom);
rk, mittlerer Kanal des Rhabdoms;
rtz, Retinazelle;
rtze, Einschlüsse dichteren Plasmas in den Retinazellen;
siz, Sinneszelle;
stz, Stützzelle.

Tafel XXII.

Fig. 1. *Branchipus stagnalis.* Längsschnitt durch zwei Ommatidien des Komplexauges. Am linken Ommatidium das Pigment entfernt. Bedeutung der Buchstaben *a—h* siehe Fig. 1 *a—h.* Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 1 *a—h. Branchipus stagnalis.* Querschnitte durch einige Ommatidien des Komplexauges. Eine Hälfte jedes Querschnitts ist ohne Pigment abgebildet. (Die den Querschnitten entsprechenden Regionen sind auf Fig. 1 durch die Striche *a—h* angegeben.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 2. *Branchipus stagnalis.* Querschnitt durch ein Faserbündel aus der Nervenbündelschicht in der Nähe des Ganglion opticum. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 3 wie Fig. 2. Schnittdicke 2 μ. Entpigmentiert. Eisenhämatoxylin, Wasser. *knp* Querschnitt der axialen fibrillenartigen Alveolenkante. Obj. 2 mm, Oc. 18. Vergr. 2250.

Fig. 3*a*. *Branchipus stagnalis.* Längsschnitt durch ein Nervenfaserbündel aus der Nervenbündelschicht in der Nähe des Ganglion opticum. Schnittdicke 2 μ. Entpigmentiert. Eisenhämatoxylin, Wasser. *knp* wie Fig. 3. Obj. 2 mm, Oc. 18. Vergr. 2250.

Fig. 4. *Branchipus stagnalis.* Längsschnitt durch einen Teil einer Retinula. Schnittdicke 2 μ. Entpigmentiert. Hämatoxylin, Kaliumchromat, Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 4*a*. *Branchipus stagnalis.* Querschnitt durch die axiale Region einer Retinula. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergrößerung wie Fig. 4.

Fig. 5. *Limnadia lenticularis.* Längsschnitt durch drei Ommatidien des Komplexauges. Linke Hälfte ohne Pigment. Bedeutung der Buchstaben *a—h* siehe Fig. 5 *a—h.* Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 5 *a—h*. *Limnadia lenticularis.* Querschnitte durch einige Ommatidien des Komplexauges. Die linke Hälfte jedes Querschnittes ist ohne Pigment abgebildet. (Die, den Querschnitten entsprechenden Regionen sind auf Fig. 5 durch die Striche *a—h* angegeben.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 6. *Limnadia lenticularis.* Längsschnitt durch zwei Retinazellen und die Pigmentschicht des Medianauges. Entpigmentiert. Bedeutung der Buchstaben *a—d* siehe Fig. 6 *a—d.* Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 6 *a—d*. *Limnadia lenticularis.* Querschnitte durch die Retina und Pigmentschicht des Medianauges. Entpigmentiert. (Die, den Querschnitten entsprechenden Regionen sind auf der Fig. 6 durch die Striche *a—d* angegeben.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 7. *Limnadia lenticularis.* Längsschnitt durch die randliche Partie einer Retinazelle des Medianauges. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 8. *Limnadia lenticularis.* Die beiden Nerven des dorsalen Frontalorgans mit der dazwischen liegenden Partie des ventralen Frontalorgans. *I* die erste, *II* die zweite Zellgruppe der mittleren Partie des ventralen Frontalorgans. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 8*a*. Eine Zelle aus der Zellgruppe der vorigen Figur. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 9. *Limnadia lenticularis.* Eine Zellgruppe aus der Hauptpartie des ventralen Frontalorgans. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 9*a*. Eine Zelle der Gruppe Fig. 9 stärker vergrößert. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Tafel XXIII.

Fig. 10. *Branchipus stagnalis.* Querschnitt durch einen Teil des Kopfes mit dem Medianauge und dem dorsalen Frontalorgan. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 11. *Branchipus stagnalis.* Sagittalschnitt durch einen Teil des Kopfes mit dem Medianauge, dem ventralen Frontalorgan und dem Cerebralganglion. Obj. DD, Ob. 1. Vergr. 175.

Fig. 12. *Branchipus Grubii.* Querschnitt durch einen Teil des Kopfes mit dem Medianauge und dem dorsalen Frontalorgan. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 13. *Apus productus.* Endzellen des ventralen Frontalorgans. Obj. DD. Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 14. *Limnadia lenticularis.* Sagittalschnitt durch die Endzelle des ventralen Frontalorgans. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 15. *Limnadia lenticularis.* Flächenschnitt durch die Endzelle des ventralen Frontalorgans. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 16. *Limnadia lenticularis.* Flächenschnitt durch das dorsale Frontalorgan. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 17. *Limnetis brachyura.* Sagittalschnitt durch die Augenkammer. *Agf* die glasartig umgebildete Hautfalte. Obj. A, Oc. 3. Vergr. 78.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Neunundsiebzigster Band

Viertes Heft

Mit 7 Tafeln und 1 Figur im Text

Smithsonian Institution
SEP 7 190
National Museum

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1905

Ausgegeben den 15. August 1905.

Inhalt.

Seite

Karel Thon, Neue Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie Limnocharidae Kramer. (Mit Taf. XXIV.) 465

F. Stoppenbrink, Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. (Mit Taf. XXV u. einer Fig. im Text.) 496

Adolf Zwack, Der feinere Bau und die Bildung des Ephippiums von *Daphnia hyalina* Leydig. (Mit Taf. XXVI u. XXVII.) 548

E. Martini, Beobachtungen an *Arcella vulgaris*. (Mit Taf. XXVIII—XXX.) 574

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann in Leipzig.**

Soeben erschien:

Gegenbaurs

Morphologisches Jahrbuch.

Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Herausgegeben von

Georg Ruge

Professor in Zürich.

Dreiunddreißigster Band. Viertes Heft.

Mit 1 Tafel und 84 Figuren im Text. gr. 8. *M* 8.—.

(Ausgegeben am 1. August 1905.)

Inhalt: E. Göppert, Über Rückbildung und Ersatz der Arteria brachialis bei *Echidna*. Beitrag zur Kenntnis der Arterien der Vordergliedmaße bei den Säugetieren. (Mit 3 Fig. im Text.) — Otto Grosser, Zur Frage der segmentalen Gefäßversorgung der Haut beim Menschen. (Mit Taf. X.) — H. Bluntschli, Bemerkungen über einen abnormen Verlauf der Vena azygos in einer den Oberlappen der rechten Lunge durchsetzenden Pleurafalte. (Mit 5 Fig. im Text.) — Otto Schlaginhaufen, Das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma. I. Teil. (Mit 76 Fig. im Text.)

Neue Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie Limnocharidae Kramer.

Von

Karel Thon

Prag.

Mit Tafel XXIV.

Einleitung und technische Bemerkungen.

Die Organe, welche in folgenden Zeilen zur Beschreibung gelangen sollen, sind nicht nur dadurch interessant, daß sie für die Gruppe neu sind, sondern auch dadurch, daß wir bei ihnen an Zellen, die sie zusammensetzen, einige allgemeine Vorstellungen über die gegenseitigen Verhältnisse der einzelnen Zellkomponenten erhalten. Einige vorläufige Worte über diese Organe finden sich in meiner, bisher nur in böhmischer Sprache verfaßten Monographie dieser Familie; dann behandelt sie eine Mitteilung, die bei der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Würzburg 1903 gemacht worden ist.

Die Familie umfaßt bekanntlich zwei Genera: *Eulais* Dug. und *Limnochares* Latreille, die wieder zwei Subfamilien repräsentieren. Demgemäß finden wir auch zwei Modifikationen dieser Organe. Ich bemühte mich, meine Beschreibung womöglich auf eine entwicklungsgeschichtliche Basis zu stellen, das könnte sich jedoch bloß auf einige Nymphenstadien erstrecken. Zwar ist von *Eulais* das Material nicht gerade selten, außerdem wurde die Sache dadurch begünstigt, daß die Eierzahl der Tiere sehr groß ist, aber die Embryologie wird eine sehr große Zeit und viel Arbeitskraft in Anspruch nehmen. *Limnochares* ist dagegen relativ viel seltener, namentlich seine jungen Stadien, und seine Lebensweise macht das Zusammensammeln eines größeren Materials sehr mühsam. Dazu gesellen sich die ungemein großen technischen Schwierigkeiten, die einem jeden bekannt sind, welcher versucht hat, in dieser Richtung die Milben überhaupt zu bearbeiten; sie sind namentlich beim *Limnochares* fast unbesiegbar.

Eulais gehört, was die Schneidetechnik betrifft, zu den bequemsten Hydrachniden. Es wurden mehrere Fixierungsmittel benutzt. Die besten Resultate, namentlich was die feineren Zellstrukturen anbelangt, hat die Platinchlorid-Sublimatflüssigkeit von Rabl geliefert; sie wurde heiß verwendet. Ebenso Sublimat (Alkohol heiß) hat gute Resultate geliefert. Auch das komplizierte Platinchlorid-Osmiumgemisch vom Raths habe ich öfters mit gutem Erfolg benutzt. Wenn man aber das Schwarzwerden der Gewebe vermeiden will, sind die mittleren Körperpartien noch nicht genügend fixiert; will man auch sie gut erhalten, werden die peripheren Körperteile schwarz und unbrauchbar für eine Behandlung durch Farben. Trotzdem aber sind diese so ungefärbten Präparate in manchen Fällen vorzüglich, was die gute Erhaltung der Form einzelner Organe, sowie die feineren Zellstrukturen anbelangt. *Limnochares* dagegen ist für die Fixierungsreagentien sehr unzugänglich. Die sackartige Cuticula zieht sich zusammen und das Innere des Körpers verfault, sogar in sehr starkem Alkohol. Von den verschiedensten Fixierungsmitteln erwies sich der heiße Sublimatalkohol als das beste. Trotzdem aber war nur ein sehr kleines Prozent der Präparate brauchbar. Auch Sublimatalkohol-Eisessig erwies sich als empfehlenswert. Dagegen muß ich entschieden Stellung nehmen gegen Pikrosublimat und überhaupt gegen Pikrinsäure. In diesem Punkt bin ich also zu ähnlichen Resultaten gelangt wie Sig Thor (96).

Als Färbungsmittel habe ich benutzt: Boraxkarmin, Parakarmin (P. Meyer) zum Färben in toto. In den meisten Fällen wurden die Schnitte gefärbt mit Heidenhains Hämatoxylin, dann nachträglich mit Orange G, oder Rubin S, oder mit dem reinsten Grüblerschen Eosin behandelt. Diese letzte Kombination lieferte die schönsten Resultate, namentlich bei jüngeren *Eulais*-Prosopen und -Nymphen. Als Kontrollmethode habe ich die Grammsche Gentiana-Jodmethode benutzt. Es wurde auch Toluoidin mit Eosin, Rosanilin, Erythrosin oder Magenta kombiniert, in einigen Fällen bediente ich mich des Hämatoxylins nach Delafield oder Apáthy (Glycerin). Der Kontrolle wegen wurden die Schnitte in allen üblichen Richtungen geführt.

Ich habe auch einige der üblichen Vitalfärbungen versucht, jedoch nur in sehr wenigen Fällen und ganz ohne Erfolg. Wahrscheinlich muß man diesem Gegenstand eine spezielle Aufmerksamkeit widmen, wenn überhaupt diese Methoden zu festen und einwandsfreien Resultaten führen können, was nach einigen Erfahrungen der letzten Zeit — (ich führe z. B. die gerade publizierten Erfahrungen Steuers über *Mytilicola* an) — zweifelhaft erscheint. Eine chemische Analyse der vorgefundenen Exkretkristalloide war undurchführbar, erstens durch die verhältnismäßig kleine Anzahl von Tieren, in deren Coxalorganen Exkrete in größerer Menge gefunden wurden, zweitens dann durch die sehr geringere Größe der Organe selbst und der Exkrete noch mehr.

Allgemeines.

Das coxale Exkretionsorgan — so wollen wir es nennen, um die Verwechslung mit dem großen proktodealen Exkretionsorgan zu vermeiden — ist bei beiden Genera nach demselben Plan gebaut. Eine kleine Anzahl von keilförmigen, bipolaren Zellen bildet eine kuglige Gruppe um ein gemeinsames Zentrum. Die unteren, basalen Zellenden sind begreiflich enger als die distalen Enden; sie grenzen einen kleinen Raum ab, dessen Größe nach dem Alter des Tieres wechselt. Die distalen Zellenden sind die Träger des Zellkerns, dort befindet sich das Maximum der Zelltätigkeit. Aus dem Raum zieht ein kurzer Ausführgang seitlich nach unten zur Körperperipherie hin. Der Ausführgang ist ganz einfach aus kleinen kubischen Epithelzellen gebaut. Nahe der Ausmündung ist der Ausführungskanal im Innern durch eine zarte chitinöse Intima ausgekleidet. Er öffnet sich ganz einfach durch eine zarte, kaum merkbare Öffnung nach außen, ohne alle Hilfsapparate. Sein Verlauf ist einfach, gerade, ohne jede Schlingenbildung. In seinen Wänden konnte ich keine kontraktilen Elemente entdecken; auch an seinem Anfang kamen keine besonders differenzierten Zellen oder ihre Derivate zum Vorschein. An der Peripherie der Zellen, wir wollen sie, um ihre exkretorische Tätigkeit zum Ausdruck zu bringen, Schedocyten[1] nennen, können wir kleine, flache, in die Protocölhöhle hineinragende Ausläufer beobachten, in denen, namentlich bei der Gattung *Limnochares*, das Plasma anders beschaffen ist und eine Wechselwirkung zwischen den Schedocyten und der Körperlymphe stattfindet. Das Plasma der Schedocyten ist dicht, ziemlich gleichmäßig, alveolär. Bei den älteren Prosopen zeigt sie Vacuolen von verschiedener Größe. In den peripherischen Ausläufern ist das Cytoplasma bedeutend heller und flüssiger. In den meisten Fällen ist die plasmatische Grundlage von sehr zahlreichen, dicht aneinander gelagerten Körnern verdeckt. Für solche Plasmakörner hat Schneider den Namen Chondren vorgeschlagen. Da der Stamm dieses Wortes etwas ganz andres, namentlich in der Medizin bedeutet, erscheint mir dieser Terminus unzweckmäßig. Darum werden wir die Bezeichnung »Plasten« wählen, und da in unserm Fall allem Anschein nach die Körner im Sark größtenteils bloß apoplasmatische Produkte der nutritiven Tätigkeit der Zelle sind, werden wir sie als Trophoplasten bezeichnen. Die Exkrete werden in der innigsten Nähe des Kerns intracellulär gebildet, sind stark lichtbrechend, durchsichtig, von gelber Farbe und zeigen mindestens an der Peripherie Schichtung. Sie treten, soweit man beobachten kann, als feine Granulationen zum Vorschein; ihre Komponenten sind von den Trophoplasten verschieden, wir wollen sie Schedoplasten nennen. Dann erscheinen sie als größere, lichtbrechende, sich kaum färbbare Kerne, die sich dann vergrößern, gelb und stark lichtbrechend werden und sich gar nicht mit Farbstoffen imbibieren. Über die Beziehungen der Exkrete zum Nucleolus werden wir bei der Schilderung der Verhältnisse beim *Limnochares aquaticus* sprechen.

---

[1] *σχεδάννυμι* = abspalten.

Das ganze Exkretionsorgan ist von dem Bindegewebe umsponnen. Es liegt auf jeder Körperseite, ganz an der Peripherie, in der Region der zweiten Coxa, seine Lage ist jedoch etwas verschieden bei beiden Subfamilien, und auch bei verschiedenen Entwicklungs- und Wachstumsstadien. Bei der Gattung *Eulais* fällt seine größte Tätigkeit in die Nymphenperiode; wenn dann in dem ausgewachsenen Zustand der proktodeale Exkretionsapparat die gesamte Exkretion übernimmt, degenerieren die coxalen Organe. Beim *Limnochares* funktionieren sie noch im späten Alter ganz lebhaft; das hängt ohne Zweifel mit verschiedenen histologischen Eigentümlichkeiten andrer Organe dieses Tieres zusammen; darüber werden wir noch später zu sprechen haben. Jetzt soll eine ausführliche Beschreibung dieser Organe bei einzelnen Stadien beider Gattungen folgen.

Gattung Eulais.

Es wurden nachstehende Arten untersucht: *Eulais extendens* Müller, *bisinuosa* Piersig, *soari* Piersig, *rimosa* Thon, *meridionalis* Thon. Da aber die Artunterschiede sehr gering und in den meisten Fällen gerade zweifelhaft sind, kommen sie, was die Organisation und Beschaffenheit der Organe betrifft, gar nicht in Betracht und wir können bloß von verschiedenen Entwicklungs- und Altersstadien sprechen. Als jüngstes Stadium habe ich eine ganz kleine Nymphe untersucht, wo von Spermato- oder Oocyten noch gar keine Spur war. Die Topographie ist folgende: Das Organ ist relativ ziemlich groß, liegt in der vorderen ventrolateralen Körperecke. Da der Darmtractus noch nicht entwickelt ist, ist seine Entfernung von dem coxalen Organ groß. In der innigsten Nähe des Organs liegen seitlich an den Schnitten 12—14 durchschnittene Muskeln, welche an der äußeren oberen Ecke des dritten Epimers inserierend sich längs der Körperperipherie zur vorderen Körperwand begeben. Ich nenne diese Muskeln ventrolaterale; sie sind typische Wandmuskeln und dienen zu unbedeutenden Kontraktionen der vorderen Körperpartie. Nach allen meinen Befunden werden sie bloß aus je einem Myoblast gebildet. In diesem Stadium sieht man noch die Kernreste, welche der Muskelperipherie anliegen. Diese Muskeln werden wir in allen Nymphen- und Prosoponstadien treffen (vgl. Fig. 1, 2, 8). Dann liegen sie in der innigsten Nähe der coxalen Organe an der dorsalen Seite. Wenn bei den Prosoponstadien der Darm schon seine volle Ausdehnung erreicht hat, liegt seine ventrale Wand in der allerersten Nähe des Organs. Dann kommen hier noch die seitlichen Ausläufer der Gonade zum Vorschein (vgl. Fig. 2).

Außerdem werden wir in allen, namentlich jüngeren Stadien, in allerersten Nymphenstadien seitlich, in älteren dorsal, einen Lappen des proktodealen Exkretionsorgans treffen (vgl. Fig. 1 und 2). Seine Wand ist in jungen Stadien ziemlich dick, die Zellen gut unterscheidbar, später wird sie ganz dünn, membranartig. In den jüngsten Nymphenstadien, wie schon gesagt, liegt das coxale Organ mehr frontalwärts und ist relativ ziemlich groß. Bei den ausgewachsenen Tieren kommt es mehr ventralwärts zu liegen. Der Ausführgang mündet oberhalb des zweiten Epimers nach außen. Die gesamte Topographie und die Lage des Organs zeigt die Fig. 8.

Wenden wir uns zu unsrer jungen Nymphe. Die Schedocyten sind 30 μ lang, sind keilförmig mit scharf hervortretenden Grenzen, schön fächerartig aneinander gelagert. Das Plasma erscheint gleichmäßig dicht alveolär. Der Kern ist bläschenförmig, groß, von ellipsoidischer Gestalt. In den meisten Kernen dieses Stadiums ist der Nucleolus schon ausgebildet. Immer aber hat er unregelmäßige Konturen, die darauf hinweisen, daß er durch das Zusammenziehen einzelner Nucleinkörner entstanden ist. In dem dichten Lininnetze liegen ziemlich zahlreiche, größere oder kleinere Nucleinkörner. In einigen Zellen ist der Nucleolus noch nicht entwickelt. Da sieht man dichtere Gruppen von Nucleinkörnern, welch letztere dann zu einem Nucleolus verschmelzen. Wir werden noch beim *Limnochares* Gelegenheit finden, diesen Vorgang näher untersuchen zu können. Da aber in den meisten Zellen in dieser Nymphe der Nucleolus schon seine Entwicklung erreicht hat, fällt seine Entstehung in die allererste Nymphenzeit oder noch früher. Wir werden bei der zweiten Gattung sehen, daß dieser Vorgang viel später stattfindet. In einigen Fällen sieht man schon ganz kleine Exkretkörner in der Kernumgebung. Der Ausführgang ist ziemlich groß, von gut distinkten Zellen gebildet. In einer älteren Nymphe finden wir eine ähnliche, ebenfalls sehr schöne, fächerartige Anordnung der Schedocyten. An dem mittleren, genau sagittal geführten Schnitt finden wir 14 Schedocyten. Sie sind etwas schlanker geworden, ihre basalen Enden sind fast spitzig. Im Kern haben sich fast alle Nucleinkörner im Nucleolus vereinigt, man kann keine größeren, gut unterscheidbaren Nucleinkörner im Lininnetz finden. In dem Ausführgang finden wir einen großen und zahlreiche kleinere Exkretkörner, welche durch ihre gelbe Farbe und starke Lichtbrechung sehr auffallend sind. An der äußeren Seite des Ectostracums liegen einige genau so aussehende Körner; man kann sie also mit gutem Recht als Exkrete bezeichnen, die zwischen den Leisten des Ectostracums liegen geblieben sind. Mit dem distalen Ende des Ausführganges unter dem Hypostracum verbinden sich sternartig Fasern des Bindegewebes, welche dann in die Protocölhöhle hineinlaufen. Es sind das einfache Bindegewebsfasern, keine kontraktilen Elemente.

In einer noch älteren Nymphe, wo wir die ersten flüssigen Tropfen des Sekrets in den Ovarialschläuchen finden, also in einer dem Oophanstadium gerade vorhergehenden Nymphe, finden wir ähnliche Verhältnisse. Hier und da sieht man noch einige kleine Nucleinkörner der Nucleolusperipherie anliegen, welche dann mit der Nucleolusmasse verschmelzen. In den ganz fertigen Nucleolen, welche schon glatte Konturen aufweisen, kann man hier und da kleine Vacuolen beobachten. In dem Oophanstadium sind sämtliche Nucleinkörner im Nucleolus vereinigt. Das Lininnetz scheint ganz leer zu sein. Im Plasma in der Kernumgebung sieht man hier und da kleinere oder größere Vacuolen und Anhäufungen von Schedoplasten. Der Ausführungsgang ist voll von großen, schwefelgelben, krystalloidischen Exkretkörnern.

Bei den alten, der Verpuppung nahe stehenden Nymphen, die ich untersuchte, finden wir wiederum die schöne fächerartige Gruppierung der Schedocyten; sie sind sehr groß, keilförmig. Das Plasma ist gleichmäßig im ganzen Sark alveolär, in der Kernnähe sind zahlreiche Gruppen von winzig kleinen Schedoplasten. Die Kerne sind bläschenförmig, oval, führen in der Mitte einen großen Nucleolus. Der übrige Kernraum ist leer, das gesamte Chromatin ist im Nucleolus konzentriert. Der Ausführgang ist relativ breit und mächtig (vgl. Fig. 6), aus palisadenförmigen Zellen gebildet, zum distalen Ende beträchtlich verengt. In einigen Fällen sah ich ihn mit Exkreten vollgestopft. Größtenteils sind es rundliche oder ellipsoidische Körner mit unregelmäßigen Konturen, einige sind stäbchenförmig. An ihrer Peripherie kann man schwer eine Schichtung erkennen, hier und da sind sie deutlich granuliert.

In allen diesen Stadien ist es interessant, daß der proktodeale Exkretionsapparat morphologisch und histologisch im Vergleich mit den Prosopen wenig entwickelt ist. Es ist das bloß ein proktodealer Lappen, aus schönem Pflasterepithel zusammengesetzt, fast ohne Tätigkeit. Dadurch erklären wir uns jene rege Tätigkeit der coxalen Organe, und können auf eine gegenseitige kompensatorische Tätigkeit beider Organe schließen.

Von der letzten Verpuppungsperiode stand mir eine *Nymphochrysalis* zur Verfügung. Das Organ scheint bei der Verpuppung von den Leucocyten geschont zu werden. Über die feineren Strukturen vermag ich sehr wenig zu sagen, da das Präparat nicht musterhaft fixiert war. Die Nucleolen sind wohl erhalten, das Bild gleicht im wesentlichen dem, was wir bei den letzterwähnten Nymphen gesehen haben. Die Degeneration beginnt erst im Laufe der Prosoponzeit, obzwar das Organ in den ersten Stadien funktioniert. In den ersten Prosoponstadien finden wir, daß die Schedocyten noch lang und keilförmig sind, von einem zentralen Raum kann keine Rede sein. In diesen Stadien, von welchen zahlreiche mit Grammscher Methode gefärbte Präparate in meinem Besitz sind, haben die Schedocyten ein gleichmäßig verteiltes, alveoläres Plasma. Der Kern sitzt hart am distalen Zellende, ist bläschenförmig. In der Mitte befindet sich ein wohl entwickelter, rot gefärbter Nucleolus, größtenteils von unregelmäßigen Konturen und variierender Form. Er führt manchmal eine mehr oder minder markante Vacuole. Im Kerngerüst liegen zahlreiche, kleine Nucleinkörner, welche sich an einigen Stellen dichter gruppieren, um dann mit dem Nucleolus zu verschmelzen.

Da wir gesehen haben, daß bei den Nymphen das gesamte Chromatin im Nucleolus vereinigt war, können wir hier auf eine Neubildung der Nucleinkörner schließen, welche dann dem Nucleolus neues chromatisches Material liefern. Das kann man sehr leicht damit begründen, daß in den ersten Prosoponstadien die coxalen Organe noch lebhaft funktionieren. Das im Nucleolus vereinigte Chromatin steht ohne Zweifel mit der Exkretbildung im innigsten Zusammenhang.

In den Schedocyten sieht man hier und da in der Kernumgebung Plasmagranulation und Vorstadien der Exkretkörner. Der Ausführgang ist noch lang und gerade, am distalen Ende mit chitinöser Intima ausgekleidet. Das Organ ist von den Zellen und Fasern des Bindegewebes umsponnen. Man kann deutlich erkennen, daß es sich bloß um bindegewebige Elemente handelt, denen keine kontraktile Tätigkeit zukommt. Jetzt beginnt die langsame Degeneration des Organs. Der Zeitpunkt dieser Umbildung schwankt beträchtlich und ist ohne Zweifel von der individuellen Disposition einzelner Tiere abhängig. Ein solches Stadium zeigt das Bild Nr. 2. Wir sehen, daß das Organ noch frei liegt, von zahlreichen bindegewebigen Elementen umsponnen. Der Ausführungsgang ist kürzer, etwas gekrümmt, mehr als seine distale Hälfte ist im Innern mit einer markanten chitinösen Membran bedeckt. Die Schedocyten sind viel kürzer geworden, es hat sich ein zentraler Raum gebildet. Die einzelnen Schedocyten haben eine fast kubische Gestalt.

An der Peripherie sieht man hier und da ganz flache, unbedeutende Ausläufer. Das Plasma zeigt schon einige Zeichen der Degeneration. Es ist nicht gleichmäßig verteilt, es führt zahlreiche kleine und große Vacuolen. In der Kernumgebung sieht man Granulationen, an einigen Stellen noch sich bildende Exkrete. In einem Falle war der Ausführgang dicht mit winzig kleinen Exkreten gefüllt. In den Prosoponstadien sah ich nie so große Exkretkörner, wie es bei den Nymphen der Fall war. In späteren Stadien habe ich keine Exkrete mehr gefunden. Der Kern ist bläschenförmig, fast leer. Seine Konturen sind unregelmäßig. Der Nucleolus ist groß, mit runzeliger Peripherie, was davon abhängt, daß einzelne kleine Nucleinkörner mit dem Nucleolus verschmelzen. Im Liningeflecht sieht man einzelne Nucleinkörner. Der Nucleolus nimmt die letzten Reste des Chromatins aus dem Kerngerüst in sich auf. Wenn man bei einer großen Vergrößerung (Apochr.) ein starkes und gut konzentriertes Licht benutzt, sieht man im Innern des Nucleolus einen großen, roten

Tropfen. Das ist die von der Nucleolarsubstanz oder dem Plastin gebildete Grundlage, welche dann zurückbleibt, wenn in späteren Degenerationsstadien das Chromatin des Nucleolus verbraucht wird. Das fällt in die Periode, wenn die Räume des Ovariums bei dem Weibchen vollständig mit den Eiern gefüllt sind. Es werden sämtliche Organe dadurch gedrückt, das distale Ende der coxalen Organe kommt dann hart an die Wand des Darmtractus zu liegen, die ventrolateralen Muskeln werden zur Peripherie verschoben. Man kann alle Stadien der Degeneration, seit dem, was eben besprochen wurde, verfolgen. Der Prozeß gestaltet sich in großen Zügen folgendermaßen. Die Schedocyten werden niedriger und niedriger, bei den ältesten Tieren sind sie ganz flach. Auf diese Weise vergrößert sich der zentrale Raum. Da das Organ später von der angrenzenden Darmwand gedrückt wird, wird der Raum breit, aber niedrig, ganz flach, mit ganz flachen, fast membranartigen Schedocyten umgrenzt, aus welchen bloß die großen Kerne hervortreten. Die Vacuolen im Plasma werden immer zahlreicher, schließlich sieht das Plasma ganz haubenartig oder schaumartig aus. Hier und da sieht man noch die dem Protocöl zugewandten Ausläufer, in welchen sehr selten ganz kleine, lichtbrechende Körner zu finden sind, wahrscheinlich die letzten Exkrete. Die Grenzen zwischen einzelnen Schedocyten verschwinden. Es werden an ihrer Stelle leere Lücken gebildet, das Plasma einzelner Zellen verschmilzt zu einem kümmerlichen Syncytium. Die Kerne verfallen nicht so rasch ihrem Ende. An den niedrigen Schedocyten paradieren sie sehr markant (vgl. Fig. 5). Sie werden auch flacher und flacher, ihre Konturen schrumpfen zusammen; auch der Nucleolus verlängert sich. Man beobachtet in ihm lebhafte Vacuolenbildung. Schließlich wird er ganz blaß. Es bleibt bloß die blasse, aus Nucleolarsubstanz gebildete Grundlage übrig, alles Chromatin ist verbraucht und seine letzten Reste sind wahrscheinlich an das zusammengeschrumpfte Liningerüst übergetreten. Das Liningerüst mit den zurück eingewanderten nucleolaren Chromatinresten erscheint in etwas früheren Degenerationsstadien noch grobkörnig, später aber stellt es eine ziemlich homogene oder ganz feinkörnige Masse dar. In dieser Masse werden auch Vacuolen gebildet, so daß sie zum Schluß ein haubenartiges Aussehen bekommt. Auch das apochylematische Höfchen um den Nucleolus wird rötlich gefärbt. Dieser Degenerationsprozeß stimmt mit den Vorgängen überein, welche ich an den Kernen der verhungerten Ciliaten vorgefunden habe. Namentlich beim *Didinium nasutum* habe ich schöne Beispiele gesehen, wo sich der ganze Prozeß Schritt für Schritt verfolgen läßt.

Der Ausführgang behält immer seine ursprüngliche Gestalt. Wenn die Schedocyten kleiner werden, erscheint er größer. Seine Zellen sind immer gut bemerkbar, von kubischer Form, mit gut sichtbaren Kernen. Die chitinöse Intima ist sehr dick, bildet eine kontinuierliche, im Innern glatte Röhre, welche weit nach hinten reicht. Der Ausführgang ist gewöhnlich gekrümmt, was größtenteils von dem Druck der umliegenden Organe kommt. Die benachbarten Bindegewebselemente sind sehr markant, die Fasern von chitinartigem Aussehen. Zahlreiche, große, von Plasmosomen gefüllte Leucocyten liegen herum.

Aus der ganzen Beschreibung haben wir gesehen, daß die Haupttätigkeit der coxalen Organe bei *Eulais* in die Nymphenperiode und die jüngste Prosoponzeit fällt. Dann tritt eine schroffe Degeneration ein. Ich hatte die Absicht, die Verhältnisse des Kernes zum Plasma numerisch zu berechnen, um die gegenseitigen Beziehungen und namentlich die Volumverhältnisse konstatieren zu können. Das war aber absolut undurchführbar. Man kann nicht an einzelnen Schnitten die ganzen Volumina sehen und ausmessen, dann sind die Zellen in ziemlich verschiedenen Richtungen getroffen. Auch variieren die Verhältnisse beträchtlich, was von der Größe, Disposition usw. der verschiedenen Exemplare abhängt. Im allgemeinen kann man feststellen: Der Kern ist am größten etwa in der Mitte der Nymphenperiode, also in der Zeit, wo die Exkretion die größte Stufe erreicht. Zu dieser Zeit sind auch die Schedocyten am größten. Dann verkleinert sich langsam der Kern. Beim Hervortreten der Degeneration degenerieren zuerst die Schedocyten, so daß in den ersten Stadien dieser Degeneration der Kern im Verhältnis zum Plasma größer erscheint, als früher, obzwar er absolut kleiner ist. Die langsame absolute Verkleinerung des Kerns geht dann mehr und mehr vorwärts.

Jetzt wenden wir uns der zweiten Gattung zu, wo wir Gelegenheit finden werden, über die Herkunft und Aufgabe des Nucleolus etwas Ausführlicheres sagen zu können.

Gattung Limnochares sp. aquaticus.

Das jüngste Stadium, welches ich untersuchen konnte, war eine ganz kleine Nymphe. Aus den Gründen, welche am Anfang dieser Mitteilung angeführt wurden, steht mir von dieser Gattung ein nicht so umfangreiches Material zur Disposition, wie von dem ersten Genus. Trotzdem aber können wir aus den untersuchten Exemplaren ein ziemlich vollständiges und exaktes Bild von der Beschaffenheit und Tätigkeit der coxalen Organe eruieren. Auch bei völlig erwachsenen, mit reifen Eiern gefüllten Weibchen befand sich das Organ noch in lebhafter Tätigkeit.

Bei der untersuchten Nymphe ist das coxale Exkretionsorgan von einer relativ sehr ansehnlichen Größe. Es liegt viel mehr dorsal, als bei dem Prosopon, und ist mehr zum Vorderrand des Körpers vorgeschoben. Der distale Rand des Organs berührt die Wand des Verdauungstractus, welcher an dieser Stelle etwas eingebuchtet ist und einen kleinen Lappen um das Organ bildet. Nach der Heidenhainschen und Eosinfärbung hat sich das Organ rosa-violett tingiert, wodurch es sehr markant hervortritt und seine drüsige Natur zum Vorschein bringt. Der Ausführgang läuft fast horizontal durch, senkrecht auf die laterale Körperwand, und ist auf dieselbe Weise gebaut, wie bei den erwachsenen Tieren; dort soll er näher behandelt werden. Auf den sagittalen Schnitten tritt der Bau des ganzen Organs deutlich hervor. Es ist nicht so schön und regelmäßig fächerartig angeordnet, wie bei der ersten Gattung, die Schedocyten sind mehr traubenartig aneinander gruppiert. Wir können ganz gut einen dorsalen und einen ventralen Lappen unterscheiden. Namentlich an der Basis bei der Einmündung des Ausführganges sind beide Lappen distinkt, mehr distalwärts verschmelzen sie miteinander. Einzelne Schedocyten besitzen eine Länge von 0,0162 mm. Das ganze Organ hat den größten senkrechten Durchmesser von 0,0352 mm. Der Durchmesser des Ausführungsganges gleicht 0,0108 mm. Die Schedocyten liegen dicht aneinander, haben deutliche Grenzen.

Das Plasma ist dicht mit gleichmäßig angeordneten und allem Anschein nach gleichwertigen Trophoplasten gefüllt, so daß das Ganze den Eindruck einer groben, gleichmäßigen Granulation hervorruft. Die Kerne sind sehr wenig deutlich. Sie haben die Gestalt eines sehr kleinen, mehr oder minder ovalen Bläschens, welches von den Plasmosomen dicht umgeben ist. In dem meistens scheinbar leeren Kernbläschen kann man einen kleinen, nur schwach mit der Heidenhainschen Färbeflüssigkeit sich imbibierenden Nucleolus beobachten. Hier und da liegen in dem Bläschen außer dem Nucleolus große Nucleinkörner von ähnlicher färberischer Beschaffenheit, wie der Nucleolus selbst, welche, wenn sie wahrnehmbar sind, an der Kernperipherie liegen. Auch in dem Nucleolus handelt es sich wohl um einen etwas größeren Nucleinkern. Das Bild ähnelt sehr der Abbildung Rohdes, welches er in seiner Kern- und Nucleolusarbeit auf Taf. XXXIII, Fig. 1 und 2 geliefert hat. In unserm Fall jedoch sind die Nucleinkörner viel spärlicher, dagegen aber bedeutend größer. Die Elemente aber sind winzig klein, noch bei der Immersionsvergrößerung kaum sichtbar, so daß es fast unmöglich ist, mit unsern gewöhnlichen Instrumenten ein schärferes Bild zu bekommen. Infolgedessen entweichen die Lininverhältnisse vollständig der Beobachtung.

Zwischen den Trophoplasten im Cytoplasma können wir ziemlich oft Körner beobachten, welche sich gleich tingieren und gleich groß sind, wie die Nucleinkörner im Kernbläschen. Es liegt der Gedanke sehr nahe, daß es aus dem Kern in das Plasma eingewanderte Nucleinkörner — Chromidien — sind, wie es auch an andern Objekten außer den bekannten, von Hertwig bei Protozoen vortrefflich untersuchten Fällen beobachtet worden ist. Zugunsten dieser Annahme spricht der Umstand, daß die Plasmagranula gleichmäßig im Cytosark verteilt sind, und ihm ein ziemlich gleichmäßiges Aussehen verleihen, außerdem wurden keine andern Bestandteile, z. B. keine Exkretkörner im Plasma beobachtet. Auch die oben erwähnte Lage der Nucleinkörner im Kern scheint zugunsten dieser Erklärung zu sprechen. Übrigens haben wir es in diesem Stadium mit ganz jungen Zellen zu tun, deren Energie noch sehr jung und lebhaft ist, sind also solche regulatorische Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und Protoplasma ganz am Platze. Bei den Prosopen werden wir Gelegenheit finden, einen solchen Fall direkt konstatieren zu können.

Von den Prosopen stand mir eine Reihe von fast reifen Männchen und Weibchen von verschiedenem Alter zur Verfügung; auch diese jedoch waren schon ihrer vollkommenen geschlechtlichen Ausbildung ziemlich nahe. Es fehlen mir also die alten Nymphen- und jungen Prosoponstadien. Die Lücke aber verliert vollständig ihre Bedeutung durch den Umstand, daß erstens die coxalen Organe bei Prosopen nur wenig von dem abweichen, was wir bereits bei einer Nymphe geschildert haben, zweitens dadurch, daß auch bei alten Weibchen, welche mit zur Ablage fertigen, mit vollkommen ausgebildetem Dotter und dickem Chorion versehenen Eiern gefüllt sind, die coxalen Organe sehr lebhaft funktionieren. In keinem Fall befinden sich diese Organe bei den erwachsenen Tieren auf dem so schroffen Wege der Degeneration, wie wir es bei der vorhergehenden Gattung gesehen haben; hier kommt, wenn gerade nicht eine langsame, progressive Entwicklung, so doch ein Ruhestadium der coxalen Organe zustande.

Über die Lage der Organe können wir uns am besten an den transversalen Schnittserien orientieren. Die Organe liegen in der Kante, welche die ventrale Körperwand mit der lateralen bildet, also in den beiden ventrolateralen Ecken. Über den coxalen Organen finden wir keinen Muskel, wie es bei *Eulais* der Fall war. Die distalen Ränder der Schedocyten berühren fast die untere Wand des Darmtractus, welcher in dieser Region drei mächtige Ausbuchtungen bildet, und zwar eine median-dorsale und zwei ventrolaterale. Zu beiden Seiten des dorsomedianen Lappens liegt je ein Ast des proktodealen Exkretionsorgans. Von diesem sei nebenbei bemerkt, daß seine Histologie und auch die Topographie von den Verhältnissen abweicht, welche wir bei andern Hydrachnidengenera wiederfinden. Diese histologischen Modifikationen stehen in innigster Korrelation mit der histologischen Beschaffenheit des Darmtractus und den ihm angehörenden Mund- und Pharyngealdrüsen. Auf diesen höchst interessanten Gegenstand hoffe ich bei einer andern Gelegenheit kommen zu können. — Unter dem dorsomedianen Darmabschnitt liegen ventralwärts die proximalen Teile der Gonade. In der Längsachse liegen die coxalen Organe in der sehr engen Gegend zwischen dem zentralen Nervensystem und dem Endosternit. Dieses liegt unter dem proximalsten Ende der Gonade. An dieser Stelle möchte ich noch die Bemerkung hinzufügen, daß wir es in diesem Fall, was die Stufe der histologischen Differenzierung betrifft, mit einem der primitivsten Stadien des Endosternits zu tun haben. Aber eine ausführlichere Auseinandersetzung dieser Frage gehört nicht in den Rahmen dieser Arbeit.

An den Sagittalschnitten können wir wieder konstatieren, daß die coxalen Organe auf jeder Körperseite dicht unter dem Vorderende des lateralen Lappens des Darmtractus liegen, in dem Raum zwischen der zweiten und dritten Epimeralplatte. Dieser Teil ist von außen mit weicher Haut bedeckt. Die Organe sind bedeutend nach hinten, bis nahe zur dritten Epimeralplatte verschoben. Die Haut ist in dieser Gegend etwas nach außen gewölbt, bildet einen kleinen, niedrigen Hügel und das coxale Organ mündet an der Basis dieses Hügels, nahe dem dritten Epimer nach außen. Es liegen also diese Organe viel mehr hinten, als wir es bei der ersten Gattung geschildert haben.

Die Schedocyten sind in keinem Fall so regelmäßig fächerartig angeordnet, wie bei *Eulais*. Sie sind in einer bedeutend größeren

Anzahl vorhanden, haben auch eine keilförmige, jedoch nicht so regelmäßige Gestalt. Sie sind in lappenartigen Konglomeraten gruppiert, welche einen kleinen Raum begrenzen, aus welchem der Ausführungsgang nach außen herabführt. Die Zahl der Schedocyten ist bei beiden Geschlechtern ungefähr dieselbe. Da aber die Männchen kleiner sind, ist also auch die Größe der Organe eine geringere und die einzelnen Zellenbestandteile lassen sich viel schwerer verfolgen, sind aber dieselben, wie bei dem Weibchen. Der Ausführungsgang ist breit und kurz, viel kürzer als bei dem zweiten Genus, nicht so verengt an seinem distalen Ende. Seine Zellen sind viel höher als bei *Eulais*, mehr palisadenartig. An seinem Anfang gabelt er sich. Beide Äste ragen mit dem breiteren, etwas trichterartig erweiterten vorderen Ende in den Zentralraum des Organs hinein. Beide Äste sind ganz kurz, manchmal kaum bemerkbar, oder gar nicht entwickelt. Infolgedessen kann man einmal zwei Lappen an dem Organ unterscheiden, ein andermal hat das Organ eine kuglige Gestalt. Die Verbindung des Ausführganges mit dem übrigen Organ ist ganz locker und wird nur durch die Berührungskanten der herumliegenden Schedocyten und hier und da durch die benachbarten, das ganze Organ umspinnenden Zellen und Fasern des interstitiellen Bindegewebes verwirklicht. Manchmal umgibt ein feiner Tracheenast den Ausführkanal, oder dringt zwischen einzelne Schedocyten hinein.

Umsonst bemühte ich mich, eine spezielle Differenzierung der Anfangszellen der Ausführröhre zu entdecken. Die Anfangszellen gleichen vollkommen den andern, welche die Ausführungsröhre zusammensetzen, nur ihre, dem Innern des Zentralraumes zugewandte Wand schien kaum dicker zu sein. Den Zellen des Ausführganges liegt eine ganz dünne Basalmembran zugrunde. Das ganze Bild der winzig kleinen Zellen ähnelt in manchen Punkten der Abbildung, welche C. C. Schneider für die niedrigen Nephrocyten im *Astacus*-Nephridium gegeben hat.

Die Schedocyten sind, wie gesagt, in etwas größerer Anzahl vorhanden, als bei *Eulais*; sie haben nicht eine so regelmäßig keilförmige Gestalt, ihr basales Ende ist nur unbedeutend enger, als das distale Ende, so daß die lateralen Zellgrenzen fast parallel verlaufen. Der Kern ist ausnahmslos hart an das distale Ende verschoben. Nahe dem Kern können wir ganz deutlich die protoplasmatischen, in das Protocöl hineinragenden Fortsätze beobachten, die mit auffallend hellem Cytoplasma gefüllt sind. Sie sind viel deutlicher, größer und namentlich breiter, als es bei *Eulais* der Fall war. In einigen Fällen (siehe Fig. 12) können sie auch eine sehr auffallende Größe erreichen. Sie sind die Stellen der lebhaftesten Zelltätigkeit zwischen dem Organ, bzw. seiner einzelnen Schedocyten und der Hämolymphe. An ihrer Basis werden die Exkrete produziert, was später in eingehender Weise erörtert werden soll. Die Schedocyten liegen unmittelbar aneinander. Die Zellwände sind in den meisten Fällen sehr gut wahrnehmbar und repräsentieren sich als ganz feine, hier und da ziemlich scharfe Linien, ohne besondere Schichtung, Grenzlamellen oder Intercellularleisten. Alle Schedocyten sind gleichmäßig mit einem sehr dichten Plasma gefüllt. Das Plasma, welches aber größtenteils von Trophoplasten verdeckt wird und nur an wenigen Stellen zum Vorschein kommt, hat ein sehr kompaktes Aussehen und ist wahrscheinlich von äußerst kleinen Vacuolen gebildet, die sich jedoch vollständig der Beobachtung entziehen, und das Ganze präsentiert sich als eine kompakte, sehr fein granulierte Masse. Dieses alveoläre Plasma färbt sich sehr intensiv mit Rubin S, fast so intensiv wie die Leucocytenkörper; nach Eosin aber bleibt es fast farblos. Der ganze Schedocytensark ist jedoch dicht mit Trophoplasten gefüllt, welche fast gleich groß und gleich beschaffen sind. Sie haben größtenteils eine kreisrunde Gestalt und färben sich gleichmäßig intensiver als das Plasma mit Rubin S, rosafarbig mit reinem Blutkörperchen-Eosin; auch nach Boraxkarmin sind sie gut distinkt. Ihr Aussehen ist homogen, ohne innere Granulationen und besondere Strukturen. Ihre Größe schwankt bei einzelnen Individuen. Bei den untersuchten alten Weibchen waren sie sehr klein, kaum von der plasmatischen Grundlage unterscheidbar, so daß der Sark der Schedocyten ganz gleichmäßig granulär aussah. Bei den Männchen, wo die Spermatogenese bereits in vollem Gange war, waren sie recht groß. Ich halte es für absolut ausgeschlossen, daß sich diese Plasmosomen an der Exkretproduktion beteiligen. Die ganz feinen Körner, die kaum wahrnehmbar sind und in der Nähe des Kernes zwischen den sich bildenden Exkreten hier und da hervortreten, sind ohne Zweifel etwas ganz andres und allem Anschein nach echte Schedoplasten. Die Sarkplasmosomen sind Produkte der ernährenden Plasmatätigkeit und als Trophoplasten aufzufassen. In den peripheren Ausläufern ist das Plasma ganz hell und fast farblos, ohne deutliche Strukturen, von flüssigem Aussehen. Auch die Zellwände an diesen Ausläufern sind viel dünner, an dem distalen Ausläuferende sanft und verschwommen. Nun kommen wir zu dem Kern. In etwas jüngeren

Tieren beider Geschlechter, wo die Spermato- und Oogenese in vollem Gange war, befanden sich die Kerne in einzelnen Schedocyten auf verschiedensten Stufen ihrer Differentiation und zwar in einem und demselben Tier. Das kommt dadurch zustande, daß die Schedocyten hier viel enger aneinander liegen, so daß manche von ihnen gedrückt werden und nicht gleichzeitig funktionieren wie die andern. Die Präparate wurden teils mit HEIDENHAINS Hämatoxylin und Orange G, Kongo, Rubin S, teils mit der GRAMMschen Methode gefärbt; einige auch mit dem MEYERschen Parakarmin. Die einzelnen Stufen der Vorgänge im Kern, wie ich mir sie denke, daß sie aufeinander gefolgt sind, sind folgende. Als jüngste Stadien betrachte ich die Kerne, wo noch kein Nucleolus entwickelt ist. Wir sehen in solchen Kernen zahlreiche Nucleinkörner, welche einem dichten Lininnetz angelagert sind. In einem einzigen Falle sah ich, daß einzelne Nucleinkörner aus dem Kerne heraustreten. Obzwar ich das Bild bloß ein einziges Mal angetroffen habe, erwähne ich es doch; nach dem ganzen Habitus des Präparats kann es sich nicht um ein Artefact handeln. Wir sehen ganz deutlich, daß ein kleiner Haufen von Nucleinkörnern aus dem Kern in das Cytoplasma hinaustritt. In diesem Stadium finden regulatorische Veränderungen statt, einzelne Nucleinkörner werden ausgestoßen, sie werden zu den Chromidien. Übrigens steht dieser Prozeß mit den Mitteilungen GOLDSCHMIDTS und den schönen Untersuchungen R. HERTWIGS in vollem Einklange. Wenn auf diese Weise die Chromatinmasse verkleinert wird, treten einige Nucleinkörner zusammen und verschmelzen. Auf diese Weise entsteht ein Nucleolus. Zuerst finden wir noch außer dem Nucleolus einige, in früheren Stadien zahlreichere, später nur wenige Nucleinkörner am Lininnetze. In ersten Stadien sind die Konturen des Nucleolus noch unregelmäßig und weisen auf einzelne ursprüngliche Nucleinkörner hin, später aber ist der Nucleus mehr oder weniger oval und mit einer glatten Peripherie. In einigen Fällen kann das Zusammentreten der Nucleinkörner auf zwei Stellen stattfinden. Auf diese Weise entstehen zwei Nucleolen, die in späteren Stadien miteinander verschmelzen. Alle diese Bilder wurden nach der HEIDENHAINschen Methode entworfen; nach ihnen scheint, daß der Nucleolus durch ein aktives Zusammentreten und Verschmelzen der Nucleinkörner entsteht. Wenn wir aber die Präparate, welche mit der GRAMMschen Methode hergestellt wurden, durchmustern, sehen wir, daß früher, als sich die Chromatinbrocken vereinigen, in der Mitte des Kerns ein rosa gefärbter, von den violetten

Chromatinkörnern abweichender Tropfen gebildet wird. An dem Tropfen gruppieren sich dann die Nucleinkörner und verschmelzen nachher. Dieser Tropfen ist die Grundlage des Nucleolus, welcher aus Nucleolarsubstanz besteht und die herumliegenden Chromatinbrocken zusammenzieht. Wir können noch eine kurze Zeit, wenn der Nucleolus gebildet ist, in seiner Mitte die rötliche Nucleolargrundlage sehen, der die verschmelzenden Nucleinkörner angelagert sind. Wir haben also gesehen, daß zuerst eine achromatische, aus Nucleolarsubstanz bestehende Grundlage gebildet wird, die sich dann mit dem Chromatin verbindet; die Chromatinbrocken werden mehr passiv mitgerissen. Die Verhältnisse, die wir bei *Eulais* namentlich in den jüngsten Stadien geschildert haben, entstehen wohl auf dieselbe Weise, wie hier. So kommen wir bezüglich der Nucleolusentstehung zu ähnlichem Schluß, wie neulich GÜNTHER: »Der Nucleolus stellt einen vom Kerngerüst ausgeschiedenen Tropfen dar, in den das Chromatin hineindringt, um sich in ihm zu sondern« (35). Ob die achromatische Nucleolusgrundlage erst von dem Liningerüst ausgeschieden wird, oder als die sog. Nucleolarsubstanz dauernd im Kern anwesend ist, können wir mit jetzigen Methoden und Instrumenten nicht direkt entscheiden. Aber die zweite Annahme hat durch die glänzenden Experimente R. HERTWIGS viel an Wahrscheinlichkeit gewonnen; auch einige meine Befunde am *Didinium nasutum* sprechen zu ihren Gunsten. In unsern Schedocyten, ähnlich wie es bei *Eulais* der Fall war, vereinigt sich das gesamte Chromatin bzw. sämtliche unterscheidbaren Chromatinkörner im Nucleolus. Ich kann bei der Kleinheit des Objekts nicht entscheiden, ob auch das dichte Liningerüst mit feinem chromatischen Beschlag bedeckt ist, oder ob es ganz chromatinlos ist; aber immerhin geht das größte Prozent des Chromatins in den Nucleolus über.

Eine bemerkbare Exkretbildung kommt erst dann zustande, wenn der Nucleolus ausgebildet ist. Die Exkrete treten, wo wir sicher sagen können, daß es sich ohne jeden Zweifel um solche handelt, zuerst als größere, gelbliche Körner auf, welche sich sehr schwach mit den Farbstoffen vereinigen. Ihnen gehen die kaum nachweisbaren Schedoplasten voran. Dann werden sie gelb, stark lichtbrechend und vergrößern sich (siehe Fig. 3, 9, 10). Im Nucleolus werden unterdessen Vacuolen gebildet, zuerst eine, dann mehrere. Der Nucleolus liegt gewöhnlich an der Kernperipherie. Das Interessanteste aber ist, daß die Nucleolarvacuolen nicht leer sind. Man kann in ihnen Einschlüsse beobachten, die von demselben Aussehen sind, wie die Exkretkörner. Ich neige zu der Ansicht, daß es tatsächlich die Exkrete sind, welche durch die Nucleolustätigkeit zubereitet, mindestens in ihren ersten Phasen und dann ausgeschieden werden. Das Chromatin hat sich in dem Nucleolus zu dem Zweck vereinigt, die exkretorische Tätigkeit des Kernes zu übernehmen. Inwieweit sich an diesem Prozesse das Cytoplasma beteiligt, und wie der ganze Prozeß der Bildung von Exkretkörnern, von den allerersten ihrer Stadien bis zu den großen, fertigen Exkretkörnern verläuft, können wir nicht aussagen. So schließe ich mich der Sekrettheorie des Nucleolus an, wie eine ganze Reihe von Autoren. Eine Fülle von ähnlichen Fällen ist bekannt, und diese wurden neuerdings von Hoffmann besprochen. Fast alle diese Fälle wurden jedoch bloß an den Einucleolen festgestellt. Hoffmann sagt: »Da es nun dahinsteht, ob dieselben mit somatischen Nucleolen verglichen werden dürfen, so bleibt eine etwaige Homologisierung der Erscheinungen an beiden Gebilden sehr problematisch.« Durch die obigen Auseinandersetzungen scheint dieses »Problematische« nicht so arg zu sein. Nach Günther, der den Nucleolus in den Echinodermeneiern untersucht hat, stellt dieser einen vom Kerngerüst ausgeschiedenen Tropfen dar, in den das Chromatin hineindringt, um sich zu sondern und für seine Teilung zu ordnen. Derselbe Forscher sagt: »Ein Tropfen gleicht dem andern, daher die Ähnlichkeit der verschiedenen Nucleolen. In den Körperzellen wird der Tropfen zu einem Zweck ausgeschieden, über welchen ich ebensowenig, wie über die chemische Beschaffenheit des Tropfens hier etwas sagen kann, im Keimbläschen dagegen dazu, daß das Chromatin in ihn hineinwandere.« Aus den obigen Mitteilungen sehen wir dieselbe Entstehung und im morphologischen Sinn dieselbe Bedeutung des Nucleolus in unsern somatischen Zellen. In den Eiern dient der Nucleolus zum Herstellen der Chromosomen (vgl. auch Hartmann!), in unsern Schedocyten zur Besorgung der Exkretion. Auf diese Weise schwindet der Unterschied zwischen den Einucleolen und den Nucleolen der Somazellen. Die exkretorische, bzw. sekretorische Tätigkeit des Nucleolus nimmt auch Hoffmann an. Er entwirft ein Schema für die Tätigkeit des Kerns und des Nucleolus. Er nimmt an, daß der Kern in seinem Objekt den Dotter in gelöstem Zustand in sich aufnimmt und zu einem Stoff verarbeitet, welcher dann in das Cytoplasma ausgeschieden wird. »Die Aufnahme des Dotters wird bewirkt durch die Anziehungskraft, die eine vom Nucleolus ausgeschiedene Substanz auf ersteren ausübt. Die Produktion letzterer erfolgt auf Grund eines Entmischungsvorganges, der im Kernkörper eine feste Substanz von einer flüssigen scheidet. Das in äußerster Feinheit im Kern verteilte Chromatin besorgt die Verarbeitung des in ersterem aufgespeicherten Dotters zu einem für die lebende Substanz assimilierbaren Körpers. Auch das vom Nucleolus gelieferte Sekret mag bei diesen Umsetzungsprozessen aktiv beteiligt sein.« Dem gegenüber nehmen wir an, daß in unserm Fall die Produkte der Nucleolustätigkeit Exkrete sind, die dann ins Plasma übertreten.

Durch den Standpunkt, den wir bezüglich der Entstehung und Bedeutung des Nucleolus vertreten, verlieren auch die gegeneinander stehenden Meinungen der Autoren an ihrer Discrepanz, nämlich die eine Meinung, daß die Nucleolen bloß Produkte der Kerntätigkeit sind ohne jede Bedeutung, und die zweite Annahme, nach welcher die Nucleolen sehr wichtige, namentlich im Ei zur Bildung der Chromosomen dienende Organe sind. Nach unserm Dafürhalten ist der Nucleolus ein Produkt der Kerntätigkeit, aber ein Produkt, das zu gewissem Zweck dient, in den Eizellen zum Organisieren des Chromatins für die künftigen Chromosomen, in den Somazellen zu speziellen Zwecken, in unserm Fall zur Exkretbildung. Unsre Definition des Nucleolus wird also ähnlich ausfallen, wie die von GÜNTHER. Es ist das eine aus Nucleolarsubstanz oder Plastin infolge der Kerntätigkeit gebildete Grundlage, an welcher sich das gesamte, oder ein Teil des Chromatins zu speziellen Zwecken differenziert.

Über die Frage, wie sich das Chromatin mit der aus Nucleolarsubstanz bestehenden Grundlage vereinigt, ob es sie durchdringt oder bloß ihr angelagert ist, können wir nichts Positives aussagen. Das bleibt fest, daß die Nucleolarsubstanz mit dem Chromatin in innigster Beziehung steht, »indem sie sich mit ihm dauernd oder vorübergehend verbindet« (R. HERTWIG).

Die MONTGOMERYsche Annahme, daß die Nucleolarsubstanz cytoplasmatischen Ursprungs sei, ist unannehmbar. Vielmehr könnte man annehmen, daß die Stoffe, welche in den Kern aus dem Plasma übertreten, das Wachstum der schon vorhandenen Nucleolarsubstanz befördern, was schon aus den glänzenden Versuchen HERTWIGS (49) am klarsten hervorgeht.

Ebenso, wie wir keine festen Grenzen zwischen den Eier- und Somazellen-Nucleolen ziehen können, was übrigens schon ROHDE betonte, ist es unmöglich, verschiedene Arten von Nucleolen, was ihre Färbbarkeit, ihren Chromatingehalt usw. anbelangt, zu unterscheiden.

Das hängt von verschiedener Menge des Chromatins einerseits und der Nucleolarsubstanz anderseits ab, und ist von allen möglichen Faktoren abhängig. R. Hertwig hat darauf in ausgezeichneter Weise aufmerksam gemacht. Die merkwürdige Annahme Rohdes, daß die Nucleolen aus dem Kern hinauswandern und neue Zellen bilden, bedarf keiner Besprechung und Widerlegung.

In unsern Schedocyten vereinigt sich also das Chromatin zur Exkretproduktion. Es gehört in das Gebiet der Phantasie zu entscheiden, ob hier das gesamte Chromatin zu den exkretorischen Zwecken benutzt wird, also zu einem Schedochromatin wird, oder ob ein Teil dessen zu nutritiven Zwecken diene, also ein Trophochromatin repräsentiert. Das Chromatin wird verbraucht, darum verstehen wir, warum in späteren Stadien die Nucleolen, wenn sie zu zwei in dem Kern gebildet wurden, verschmelzen. In älteren Stadien entsteht ein helles Höfchen um den Nucleolus, von sehr variabler Größe und Ausdehnung. Auf diese Weise wird allmählich das Lininnetz an die Kernperipherie verdrängt, und der Nucleolus liegt ganz frei in dem Saft, von welchem das Höfchen gefüllt ist. Dasselbe hat Hoffmann beobachtet: Der Nucleolus »scheint als ein in der Karyolymphe suspendierter Flüssigkeitstropfen. Das anfangs noch gröbere Chromatingerüst braucht nicht mit ihm in Beziehung zu treten. Auf frühen Stadien habe ich nicht selten um ihn einen hellen Hof gesehen, der ihn auf Schnittbildern als unabhängig von jeder geformten Materie erkennen ließ. Übrigens ist mir dies Phänomen schon früher an andern Objekten aufgefallen«. Sehr lehrreiche Bilder über ähnliche Verhältnisse habe ich beim *Didinium* bekommen. In diesem Höfchen finden offenbar Wechselbeziehungen zwischen der Tätigkeit des Nucleolus und den übrigen Kernbestandteilen statt. Es ist unmöglich zu entscheiden, ob dieses Höfchen mit dem Karyochylema identisch ist, oder ob der Saft, welcher das Höfchen füllt, ein weiteres Produkt darstellt. Ich schlage für dieses Gebilde, welches eine ziemlich häufige Erscheinung ist, den Namen Apochylema vor, um die Abhängigkeit von dem Karyochylema zum Ausdruck zu bringen.

Den ganzen Prozeß in unsern Schedocyten stelle ich mir folgendermaßen vor. Die Stoffe aus der Hämolymphe werden durch die feinen peripheren Ausläufer aufgenommen. Die Zustände des Zellleibes enthalten die auslösenden Ursachen für die einzelnen Phasen der gestaltenden Tätigkeit des Kernes, um mit Driesch zu sprechen. Die Stoffe werden dann von dem Kern, namentlich von dem Nucleolus verarbeitet und zu Exkreten umgewandelt. Die Exkrete werden in der Nähe des Kernes, hauptsächlich an der Basis der plasmatischen Ausläufer abgelagert und gelangen dann in den Ausführgang.

Daß es sich in unserm Fall um Exkrete handelt, ist ihrem ganzen Habitus und ihrem Verhalten zu den Zellen und dem ganzen Organ nach unzweifelhaft. Ob sie aus Harnsäure oder Xanthin oder Guanin usw. bestehen, konnte nicht festgestellt werden. Da aber bekanntlich manche von diesen Stoffen durch Spaltung von Nucleinen geliefert werden (Piccard, Kossel), ist die Annahme, daß hier der Nucleolus die Hauptrolle spielt, auch aus dem chemisch-physiologischen Grund zuverlässig.

Im wesentlichen nehme ich für die Kerntätigkeit das Schema an, welches Häcker gegeben hat (40). Die Kernsekrettheorie scheint mit der beobachteten Tatsache im Widerspruch zu stehen, daß nämlich während der größten sekretorischen Tätigkeit verschiedene Zellen des Kerns größer werden. R. Hertwig hat diesen Umstand ausführlich erörtert. Diese Tatsache kann man jedoch meiner Meinung nach sehr gut erklären, wenn man annimmt, daß während der intensiven Zelltätigkeit der Kern Stoffe aus dem Plasma einnimmt und dadurch größer wird. Von diesen Stoffen wird ein kleinerer Teil abgespalten und zu Sekreten oder Exkreten umgewandelt, ein größerer Teil jedoch zu nutritiven Zwecken verbraucht; auf diese Weise werden die vergrößerten Dimensionen des Kernes während der Sekretion erhalten bleiben.

Im ganzen beobachten wir, daß das coxale Exkretionsorgan beim *Limnochares* sich vielmehr jugendlicher verhält, als bei *Eulais*. Auch bei den Prosopen haben wir Zustände konstatiert, welche sich bei *Eulais* in sehr frühen Nymphenstadien abgespielt haben. Das Organ befindet sich bei voll entwickeltem *Limnochares* in lebhafter Tätigkeit, während es an demselben Altersstadium bei *Eulais* schon vollständig seiner Degeneration verfallen ist. Eine Erklärung hierfür erblicke ich in der gesamten Organisation des *Limnochares*, namentlich in seinen histologischen Elementen. Während bei *Eulais* die ganze Metamorphose hauptsächlich in histogenetischer Hinsicht schon mit der Eiausbildung vollständig fertig ist, bleibt beim *Limnochares* immer noch ein bischen Energie zum Weiterentwickeln, da ich hier Herde und Nester von Zellen im Darmtractus entdeckt habe, welche einzelne Teile des Darmepithels zu regenerieren imstande sind, ähnlich, wie wir es bei einigen Käfern kennen (Deegener, Karawaief, Rengel), was jedenfalls für den gesamten Stoffwechsel nicht ohne Bedeutung ist.

Theoretisches und vergleichend Anatomisches.

Die festen intracellulären Exkrete kommen auch anders im Tierreich vor. Ich erwähne hier z. B. die festen Konkremente bei *Helix*, welche von Cuénot ausführlich studiert wurden. Alle diese Fälle aber fanden in der allerletzten Zeit eine treffliche Zusammenstellung und Bearbeitung in dem Buche von Fürth, es ist also überflüssig, noch einmal den Gegenstand zu behandeln.

Es interessiert uns vielmehr die Frage, wie unsre Organe morphologisch zu deuten sind. Da die ontogenetische Entwicklung unbekannt ist, können hier bloß theoretische Erwägungen zum Ausdruck kommen. Es sind hier zwei Alternativen vorhanden. Entweder sind unsre Coxalorgane ectodermalen Ursprungs, oder sie sind Mesodermalgebilde. Wenn die erstere Alternative das Richtige trifft, so sind die nächsten gleichwertigen Gebilde die sog. »Expulsory Vesicles« der Oribatiden (namentlich *Hoplophora*, *Hermannia*, *Nothrus* usw.), und die verschiedenen accessorischen Drüsen bei *Bdella*, wie sie von Michael beschrieben worden sind. In zweiter Linie könnte man dann alle Hautdrüsen der Hydrachniden als homologe Organe betrachten. Bei den Myriapoden kommen die von Herbst, Duboscq und Heymons bearbeiteten Drüsen verschiedener Art in Betracht, von welchen Heymons nachgewiesen hat, »daß die genannten Drüsenpaare sämtlich ectodermaler Natur sind und daß sie alle ungefähr gleichzeitig bald nach der Einkrümmung des Keimstreifens, mittels Hypodermiseinstülpungen angelegt werden«. Weiter könnte man die Schmidtschen Parapodialdrüsen bei *Scolopendrella* und die echten Coxal-[1] und Cruraldrüsen der Onychophoren zum Vergleich heranziehen, welch letztere nach den grundlegenden Arbeiten Sedgwicks in neuerer Zeit namentlich von Purcell, Evans, M. Sheldon, Bouvier usw. gründlich durchgearbeitet sind. Dann sollte die unendliche Reihe von verschiedenartigsten Drüsen bei Hexapoden folgen. Das aber haben die Bücher von Packard und Nassonow in genügender Weise zusammengefaßt und behandelt. Von den Arachniden möchten wir die Mandibular- und Giftdrüsen, die Krohnschen und die Graafschen Drüsen der Opilioniden und die merkwürdigen, von Bernard beschriebenen »abdominal glands« der Chernetiden erwähnen.

---

[1] Nicht Nephridien!

Ein unserm ähnliches Organ, mindestens was die äußere Anordnung anlangt, hat Faussek (29, 30) bei zwei *Phalangium*-Arten während der Embryonalentwicklung gefunden, »das in einem Paar im Cephalothorax zwischen den Augen und den Cephalothorakaldrüsen jederseits liegt, und wahrscheinlich als exkretorisches funktioniert«. Dieses Organ wird ebenfalls aus pyramidalen Zellen gebildet, welche in einem Punkt aneinanderstoßen und dann nach außen münden und Exkrete produzieren. Faussek meint, daß dieses Organ ectodermalen Ursprungs ist, welches später spurlos verschwindet. In der äußeren Form ähnelt das Organ dem Rückenorgan der Mysiden und des *Limulus*. Zum Vergleich möchte ich noch die verschiedenen exkretorischen Drüsen, welche Němec bei Isopoden ausführlich beschrieben hat, heranziehen.

Die morphologische Bedeutung der Thorschen Drüsen bei *Lebertia*, *Oxus*, *Frontipoda* und *Limnesia* ist bisher zweifelhaft. Aber folgender Passus aus der Thorschen Mitteilung (97) ist für unsern Gegenstand wichtig: »In einzelnen von den übrigen untersuchten Arten, besonders *Sperchon brevirostris* Koenike, *Sperchon multiplicatus* Sig Thor und *Sperchon elegans* Sig Thor, habe ich eigenartig entwickelte Hautdrüsen, die in der Epimeralgegend liegen, bemerkt. Sie münden in der bekannten Pore zwischen den zweiten und dritten Epimeren aus. Die Drüsen selbst sind oft ziemlich groß und abgeplattet, und bestehen bisweilen aus mehreren Läppchen. Ich habe den Eindruck bekommen, daß es sich hier um ein Analogon zu den bekannten ‚Coxaldrüsen‘ handelt, obwohl sie keine äußere Ähnlichkeit mit den von Michael beschriebenen ‚supercoxal Glands‘ zeigen. Die Lage und das läppchenartige Aussehen erinnert lebhaft an ‚the coxal Glands‘ of *Mygale* (P. Pelseneer in ‚Proceedings‘ 1885, p. 3, pl. II), ‚Furnished with lobes‘ usw., vgl. Ph. Bertkau (in ‚Archiv f. mikr. Anat.‘ T. XXI) usw. Diese Sache muß genauer untersucht werden[1]«.

Auf diese Weise kommen wir zu der zweiten Alternative, nämlich zu der Möglichkeit, daß unsre Coxalorgane mesodermalen Ursprungs sind. Für diesen Fall kommen erstens die verschiedenen Typen der mesodermalen Coxaldrüsen in Betracht, namentlich die der Arachniden, von welchen wohl sicher nachgewiesen ist, daß es modifizierte Nephridien sind. Vergleiche darüber A. Brauer, Loman und besonders Faussek! Bei den Milben sind solche Gebilde, die man mit gutem Recht als Nephridien (allerdings umgebildete) auffassen kann, bisher fast unbekannt. Es wird das bekannte, von MICHAEL beschriebene »Supercoxal Gland« der Oribatiden von den Autoren allgemein als ein Nephridium gedeutet. Die Bemerkungen, die STURANY über das Thrombidium veröffentlicht hat, sind ziemlich unsicher und müssen von neuem geprüft werden. Bei der Gattung *Holothyrus* Gerv. fand ich ein wunderschönes Nephridialorgan mit merkwürdigen histologischen Strukturen, das soll aber ein andermal publiziert werden. Vom embryologischen Standpunkte aus hat sehr wichtige Mitteilungen über die Entstehung der Coxaldrüse bei Phalangiden LEBEDINSKY geliefert (58). Besonders seine Figuren 3 und 4 sind unsern Bildern äußerst ähnlich.

---

[1] Ich selbst konnte über die Gattung *Sperchon* bisher keine vergleichenden Untersuchungen anstellen, da die Form bei uns sehr selten vorkommt.

In zweiter Reihe folgen alle die Modifikationen der Nephridien z. B. bei Onychophoren, Crustaceen usw. Diese Vergleichungen sind allgemein bekannt und wurden vor einigen Jahren von EISIG in seinem bekannten Werke durchgeführt. Von den neueren hat es FAUSSEK getan.

Was die äußere Form und Anordnung einzelner Komponenten unsrer Organe anlangt, finden wir ähnlich zusammengesetzte Organe auch bei einigen Würmern. Ich erwähne die sogenannten Giftorgane bei einigen acölen Turbellarien, z. B. das orale Giftorgan bei *Convoluta paradoxa* Oerst. Die Adenocyten-Anordnung, die Anwesenheit eines großen zentralen Raumes und hauptsächlich die physiologische Tätigkeit und Bedeutung der Organe ist durchaus verschieden. Auch bei einigen Oligochäten kommen in der Gonadenregion ähnlich aussehende, accessorische Organe vor.

Da wir nicht wissen, welche von den beiden Möglichkeiten das Richtige trifft, können wir nicht entscheiden, ob es eine so hoch entwickelte ectodermale Hautdrüse ist, oder ein so merkwürdig reduziertes Nephridium. Jedenfalls ist es, wie wir gesehen haben, ein Organ, dem die Hauptrolle in den jüngeren Lebenszeiten zukommt, im Alter erfährt das Organ eine Reduktion. Es fragt sich nun, ob diese Organe eine phylogenetische oder systematische Bedeutung für die beiden Genera haben. Meiner Meinung nach ja. Die Ähnlichkeit beider Organe in allen ihren Komponenten ist auffallend und wir können mit gutem Rechte ihre Anwesenheit als einen weiteren Beweis für die nahe phylogenetische Verwandtschaft beider Genera ansehen, was allerdings noch eine ganze Reihe von Merkmalen beweist. Somit sind die Anschauungen HALLERS und NORDENSKIÖLDS über die Verwandtschaft beider Genera gegenüber den andern Wassermilben wohl berechtigt. Das habe ich in einer andern Arbeit näher auseinandergesetzt. — Ich möchte noch einige Bemerkungen über das proktodeale Exkretionsorgan zufügen. Dieses Organ, welches die Hauptexkretion des Hydrachnidenkörpers besorgt, ist ein modifiziertes Proctodeum, welches sich mit dem Intestinum nicht verbunden und die Exkretion übernommen hat. Beweise und nähere Erörterungen habe ich anderswo geliefert. Die ersten homologen Gebilde sind dann das Proktodeum der Myriapoden und Insekten mit seinen Derivaten, den Malpighischen Gefäßen, dann die Rectalblase der Ixodiden und ähnliche Gebilde bei Acariden, nicht aber die Malpighischen Gefäße der Skorpioniden, Spinnen und Ixodiden, allerdings bloß in dem Fall, wenn wir an dem Ursprung aus gleichen Keimblättern festhalten wollen. (Vergleiche darüber Brauer, Loman, Wagner und die Erörterungen Heymons.)

Prag, im November 1904.

Literaturverzeichnis.

1. T. Adensamer, Die Coxaldrüse von Telyphonus caudatus. Zool. Anzeiger. Bd. XVIII.
2. Albrecht, Der physikalische Bau des Nucleolus in normalen und pathologischen Zuständen. Ergebn. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. Jahrg. 6. 1901.
3. P. Ancel, Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia (Linn.). Archiv de Biologie. T. XIX. 1902.
4. —— Sur les mouvements de la chromatine et des nucléoles pendant la période d'augmentation de volume de l'ovocyte d'Helix. Arch. zool. exp. (3.) T. X.
5. Apáthy, Die Halsdrüse von Hirudo medicinalis L., mit Rücksicht auf die Gewinnung des gerinnungshemmenden Sekrets. Biol. Centralblatt. Bd. XVIII.
6. J. Babor, Über die wahre Bedeutung des sog. Semperschen Organs der Stylommatophoren. Sitzb. d. königl. böhmischen Gesellsch. d. Wiss. Mathem.-naturw. Klasse. Prag 1895. Bd. XXXIV.
7. F. E. Beddard, On the Atrium and Prostata in the Oligochaeta. Proc. Zool. Soc. London 1893.
8. A. Berlese, Sulle concrezioni cristalline contenute negli organi in dissoluzione e nelle sostanze albuminoidi in via di digestione, nelle nimfe degli insetti metabolici. Anat. Anz. Bd. XXI.
9. —— Ricerche sugli organi e sulla funzione della digest. negli Acari. Rivist. patol. veget. Firenze 1897.

10. H. M. Bernard, Notes on some of the digestive Processes in Arachnids. Journ. R. Micr. Soc. London 1893.

11. —— Notes on the Chernetidae, with special Reference to the Vestigial Stigmata and to a new form of Trachea. Journ. of the Linnean Soc. Lond. Vol. XXIV. 1894.

12. —— The Comparative Morphology of the Galeodidae. Trans. Linn. Soc. Lond. Zool. Vol. VI. 1896.

13. L. Bordas, L'appareil digestif des Silphidae. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. T. CXXXVII. p. 344.

14. —— Anatomie et structure histologique de l'intestin termine quelques Silphidae. Ibid. T. LV. p. 1007.

15. —— Les glandes salivaires des Pseudo-Neuroptères et des Orthoptères. Arch. zool. expér. (3.) T. V.

16. —— Étude des glandes défensives des quelques Coléoptères. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. T. CXXVI.

17. —— L'appareil digestiv des Orthoptères. Études morphologiques, histologiques et physiologiques de cet organe et son importance pour la classification des Orthoptères. Ann. Sc. Nat. (8.) T. V.

18. Bouvier, Sur l'organisation, le développement et les affinités du Peripatopsis blainvillei G. G. Fauna chilensis. (Zool. Jahrbücher.) Bd. II, 3. Heft. Jena 1902.

19. Th. Boveri, Beziehungen zwischen Zellfunktion und Kernstruktur. Sitzb. phys. med. Ges. Würzburg 1894.

20. —— Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.

21. A. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. LIX.

22. Bruntz, Excrétion et phagocytose chez les Onychophores. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXXVI.

23. E. Conklin, The Relation of Nuclei and Cytoplasm in the intestinal Cells of Land Isopods. Amer. Naturalist. Vol. XXXI.

24. L. Cuénot, Le sang chez les Invertébrés. Arch. zool. expér. 1891.

25. —— L'organe phagocytaire des Crustacés Décapodes. Comp. Rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXXVII.

26. Eisig, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XVI. 1887.

27. Evans, On two new Species of Onychophora from the Siamese Malay states. Quart. Micr. Journ. 1901. Vol. XLIV. Part. 4.

28. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. Zool. Station Neapel. 1900. Bd. XIX.

29. —— Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralblatt. Bd. XII.

30. —— Studien über die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Afterspinnen (Phalangiidae). Arb. Petersb. Naturf. Gesellsch. Abth. Zool. Bd. XXII. 2. Arbeit aus dem zootomischen Kabinett der Petersburger Universität. (Russisch.)

31. R. Goldschmidt, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung bei Polystomum integerrimum Rud. Diese Zeitschr. Bd. LXXI.

32. R. Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904.

33. de Graaf, Over den Bouw der Geschlechtsorganen bij de Phalangiden. Leiden 1882.

34. v. Graff, Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig 1891.

35. K. Guenther, Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrbücher. Bd. XIX. 1903. Abth. f. Anatomie.

36. —— Keimfleck und Synapsis. Ibid. Festschrift für Weismann. 1904.

37. Haller, Die Hydrachniden der Schweiz. Mitth. der Berner Naturf. Ges. Jahrg. 1881.

38. V. Häcker, Die Furchung des Eies von Aequorea Forskalea. Archiv für mikr. Anat. Bd. XL.

39. —— Über die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. Ibid. Bd. XLI.

40. —— Über die Funktion des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen des Keimbläschens. Ibid. 1893.

41. —— Die Vorstadien der Eireifung. Ibid. 1895.

42. —— Über die Bedeutung des Hauptnucleolus. Berichte Naturf. Gesellsch. Freiburg. Bd. VII.

43. —— Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Festschrift für Weismann. Zool. Jahrbücher. 1904.

44. Hartmann, Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. Bd. XV.

45. Herbst, Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Zoologica. Heft IX. 1891.

46. R. Hertwig, Über Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. k. bayr. Akad. d. Wissensch. II. Kl. Bd. XIX. München 1898.

47. —— Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. und Physiol. München. Bd. XIV.

48. —— Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ibid. 1903.

49. —— Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift für Haeckel. 1904.

50. R. Heymons, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. 33. Heft. 1901.

51. W. Hoffmann, Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis L. Diese Zeitschr. Bd. LXXII.

52. Janicki, Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung des Eies von Gyrodactylus elegans v. Nordm. Zool. Anzeiger. 1903.

53. Kathariner, Über die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nordm. Zool. Jahrb. Festschrift für Weismann. 1904.

54. Kingsley, The Embryology of Limulus. Journal of Morphology. Vol. VII. and VIII. 1892—1893.

55. Kishinouye, Note on the Coelomic Cavity of the Spider. Journal of the College of Sc. Im. Univers. Japan Tokyo. Vol. VI. Part. IV. 1893.

56. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. Bd. IV.

57. A. Kowalewsky, Über die Exkretionsorgane der Insekten, Spinnen und Tausendfüßler. (Russisch.) Abhandl. Neuruss. Gesellsch. Naturf. Freunde. Odessa 1889. Bd. XIV.

58. Lebedinsky, Die Entwicklung der Coxaldrüse bei Phalangium. Zool. Anzeiger. Bd. XV.

59. Lindemann, Über die Sekretionserscheinungen der Giftdrüse der Kreuzotter. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII.

60. List, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 1896.

61. Loman, Vergleichend-anatomische Untersuchungen an chilenischen und andern Opilioniden. Zoologische Jahrbücher. Fauna chilensis. Bd. III. Heft 1. 1902.

62. —— Bijdrage tot de anatomie der Phalangiden. Dissertation. Amsterdam 1881.

63. —— Altes und neues über das Nephridium (die Coxaldrüse der Arachniden). Bijdragen tot de dierkunde. 14. Lief. Amsterdam 1887.

64. Loško, Morfologie exkrečních orgánů crustaceí. Sitzungber. der königl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Prag 1903.

65. Lubosch, Untersuchungen über die Morphologie des Neunaugeneies. Jen. Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1904.

66. Marshall, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des crustacés Décapodes. Arch. zool. expér. 2 sér. T. X.

67. Metalnikoff, Das Blut und die Exkretionsorgane von Sipunculus nudus. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIII. Heft 4.

68. —— Exkretionsorgane bei Sipunculus. Trav. Soc. Imp. Naturae. St. Petersburg. Vol. XXIX.

69. A. Michael, British Oribatidae. Roy. Society. 1883—1887.

70. —— British Tyroglyphidae. Ibid. 1901.

71. —— Internal anatomy of Bdella. Trans. Linnean Society. London 1896.

72. —— A Study of the Intern. Anatomy of Thyas petrophilus. Proc. Zool. Soc. London 1895.

73. —— Notes on Uropodinae. Journ. R. Micr. Soc. London 1894.

74. —— Sketches from the Anatomy of the Acarina. Ibid. 1896.

75. Montgomery, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. Morphology. 1899.

76 Nemec, Studie o Isopodech. Sitzungsber. der königl. böhm. Gesellsch. der Wissensch. 1895, 1896.

77. Nordenskiöld, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden. Acta Soc. Scient. Fennicae. XXIV. 1898. Helsingfors.

78. Obst, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoideen. Diese Zeitschr. Bd. LXVI.

79. W. Patten and A. H. Hazen, The Development of the Coxal Gland, Branchial Cartilages and Genital ducts of Limulus polyphemus. Journ. Morphol. Vol. XVI.

80. Pereyaslawzewa, Développement embryonnaire des Phrynes. Annales des Sciences naturelles. T. XIII. 1901.

81. Piersig u. Lohmann, Hydrachnidae und Halacaridae. Das Tierreich. 13. Lief. Berlin 1901.

82. Purcell, On the Anatomy of Opistopathus cinctipes Purc. with Notes on other, principally South African Onychophora. Annales of the South African Museum. Vol. II.
83. Rengel, Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXV.
84. Richard, Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des copépodes libres d'eau douce. Paris 1891.
85. Rohde, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIII.
86. Rosa, Il cloragogo tipico degli Oligocheti. Atti Accad. Sc. Torino. Vol. XXXVII.
87. Sedgwick, The development of the Cape Species of Peripatus. 1—4. Quart. M. Journ. Micr. Scienc. Vol. XXV—XXVIII. 1885—1888.
88. Sheldon, On the development of Peripatus Novae-Zealandiae. Ibid. Vol. XXVIII, XXIX. 1888—1889.
89. —— Notes on the anatomy of Peripatus capensis and Peripatus Novae-Zealandiae. Ibid. Vol. XXVIII.
90. C. K. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena 1902.
91. O. Schultze, Über den Einfluß des Hungers auf die Zellkerne. Sitzungsber. phys. med. Ges. Würzburg. 1888.
92. A. Steyer, Mytilicola intestinalis n. g. n. sp. Arb. Zool. Institut Wien. 1903.
93. Sturany, Die Coxaldrüsen der Arachniden. Arb. Zool. Inst. Wien. T. IX. 1891.
94. Thon, Die neuen Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie Limnocharidae Kr. Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch. Würzburg. 1903.
95. —— Monografie českých vodulí. I. Limnocharidae Kramer. Prag. Archiv für Landesdurchforschung von Böhmen. Bd. XII. Heft 2.
96. Thor, Recherches sur l'anatomie comparée des acariens prostigmatiques. Ann. d. scienc. natur. 8 ser. T. XIX. 1903.
97. —— Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen »Hydrachniden«-Formen. Zool. Anz. Bd. XXV. 1902.
98. Vejdovský, Organogenie der Gordiiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII.
99. —— Zur Morphologie der Antennen und Schalendrüse der Crustaceen. Ibid. Bd. LXIX.
100. Vejdovský u. Mrázek, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung nach den Untersuchungen am Rhynchelmiseie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXII. 1903.
101. Vosseler, Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden. Tübingen 1891.
102. Warren, A preliminary Account of the Development of the freeswimming Nauplius of Leptodora hyalina Lil. Proc. Roy. Soc. London. Vol. LXVIII. 1901.
103. Woltereck, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Diese Zeitschr. Bd. LXIV.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe eines Zeissschen Mikroskopes und des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Die Buchstabenbezeichnungen sind an allen Abbildungen dieselben und bedeuten:

ac, zentraler Drüsenraum;
ap, Apochylema;
as, oberer, nicht mit Chitin ausgekleideter Teil des Ausführganges;
bd, Elemente des interstitiellen Bindegewebes;
bl, Leucocyten;
chas, chitinisierter Endteil des Ausführungsganges;
chn, Nucleus, in welchem die Chromatinbrocken distinkt sind;
chr, alter Nucleus mit zusammengeschmolzenem Chromatin;
cr, erste fertige Exkrete;
crm, fertige, im Auswandern begriffene Exkrete;
cs, Exkretkörner;
dr, Darmtractus;
dvm, dorsoventrale Muskelstränge;
ep, Epiostracum;
epr, Epimeralplatte;
est, Ästheten;
ex, angeschnittene Teile des proctodealen Exkretionsapparates;
exr, coxales Exkretionsorgan;
hp, Hypostracum;
ls, leistenartige Verdickungen des Epiostracums;
m, ventrolaterale Muskeln;
mcs, große Munddrüsen (Kittdrüsen);
mdm, Mandibularmuskeln;
ms, Mesostracum (innere Schicht des Epiostracums);
nc, junger, solider Nucleolus;
ncs, Nucleolus mit den sich bildenden Exkretvacuolen;
ool, Eier;
ov, angeschnittene Wand des Ovariums;
phr, Pharyngeallamelle;
pl, Ausläufer der Schedocyten, welche mit hellem Plasma gefüllt sind;
pls, Körneranhäufungen im Cytoplasma;
sps, mediane, schlauchförmige Munddrüse;
tr, angeschnittene Trachee;
trl, Trachealleisten;
vc, große Vacuolen in den Schedocyten;
vcn, degenerierter, vacuolenartiger Nucleolus;
vm, palpare Muskeln;
vrm, Muskulatur der vorderen Extremitäten.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Coxales Exkretionsorgan einer ganz jungen *Eulais*-Nymphe. Heidenhains Hämatoxylin, Rubin S. Vorderer Teil eines sagittalen Längsschnittes. 750/1.

Fig. 2. Coxales Organ eines jungen *Eulais*-Weibchens. Delafieldsches Hämatoxylin. Teil eines sagittalen Schnittes durch ein Weibchen, wo die Eibildung im vollen Gange ist. Das coxale Organ am Anfang der Degeneration. 330/1.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch das coxale Organ von einem erwachsenen *Limnochares*-Weibchen. Grenachers Karmin. 500/1.

Fig. 4. Längsschnitt durch das Coxalorgan eines jungen *Eulais*-Weibchens. Gentianaviolett, Eosin. 500/1.

Fig. 5. Ein fast völlig degeneriertes Coxalorgan eines alten *Eulais*-Weibchens. Parakarmin (Meyer). Die Schedocyten ganz niedrig, Kerne zusammengeschrumpft, Chromatinmasse verschmolzen, Nucleolus vacuolenförmig, blaß. 650/1.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch das Coxalorgan einer älteren Nymphe. Fix. Rabls Flüssigkeit, Färb. Heidenhain, Eosin. 550/1.

Fig. 7. Coxalorgan aus einem Oophanstadium. Dieselbe Behandlung. 450/1.

Fig. 8. Ein Querschnitt durch ein ausgewachsenes Weibchen von *Eulais meridionalis*, um die Lage der coxalen Organe zu veranschaulichen. Heiße vom Raths Platinchlorid-Osmiumsäure-Methode. 40/1.

Fig. 9. *Limnochares aquaticus*. Die Umgebung eines Kerns in einem Schedocyten mit Exkreten. Exkretbildung sehr lebhaft. Nucleolus mit Vacuolen, ein Exkret wird ausgeschieden. Boraxkarmin. 1600/1.

Fig. 10. Ein andrer Kern aus demselben Präparate. Ein etwas früheres Stadium. 1600/1.

Fig. 11. Ein Schedocyt aus einem degenerierten Exkretionsorgan eines alten *Eulais*-Weibchens. (Boraxkarmin.) 1500/1.

Fig. 12. Ein Ausläufer eines Schedocyten von *Limnochares aquaticus* mit Exkreten. (Boraxkarmin.) 1000/1.

Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen.

Von

F. Stoppenbrink.

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut in Bonn.)

Mit Tafel XXV und einer Figur im Text.

Eingegangen im November 1904.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung 496
Die Entwicklung der Geschlechtsorgane im Kreislauf des Jahres 503
Voruntersuchungen und Hilfsversuche 507
Die Nekrobiose der Geschlechtsorgane 512
    1. Abschnitt 512
        Die weiblichen Geschlechtsorgane 512
            A. Histologie und Anatomie des normalen Tieres 512
            B. Einflüsse des Hungers 525
    2. Abschnitt 531
        Die männlichen Geschlechtsorgane 531
            A. Histologie und Anatomie des normalen Tieres 531
            B. Einflüsse des Hungers 539
Zusammenfassung 543
Literaturverzeichnis 544
Erklärung der Abbildungen 546

Die Fähigkeit der Planarien, längere Zeit ohne Nahrung leben zu können, ist schon seit langem bekannt. Franz Ferd. Schultze (36, S. 16) wußte auch schon, daß eine solche Hungerperiode von einer beträchtlichen Größenreduktion begleitet wird. Die ersten zahlenmäßigen Bestimmungen der eintretenden Größenabnahme veröffentlichte jedoch erst Voigt (94, S. 161 und 162), welcher einige Exemplare von *Planaria alpina* längere Zeit hungern ließ und ihre Größe von Zeit zu Zeit maß. Auch bei den Regenerationsversuchen spielt der Hunger eine gewisse Rolle, denn neben Neubildungs- und Rückbildungserscheinungen, die bei der Regeneration auftreten, machen sich im alten Gewebe auch Einflüsse des Hungers geltend. MORGAN (01, S. 211), STEVENS (01, S. 404, 406, 408) und SCHULTZ (02, S. 15 und 16) beobachteten daher bei regenerierenden Planarien, neben einer Veränderung der Körperform, eine auffällige Größenabnahme des ganzen Tieres. Über die histologischen Veränderungen aber, die beim unversehrten Tier während des Hungerns auftreten, fehlen auffälligerweise jegliche Untersuchungen. Auf Vorschlag von Herrn Geheimrat Prof. Dr. LUDWIG nahm ich daher mit Freuden die Gelegenheit wahr, auf experimentellem Wege die sich abspielenden Prozesse eingehender zu prüfen.

Da ich von vornherein mit großen Mengen von Untersuchungsmaterial rechnen mußte, war der Raum, den ich für meine Aquarienbehälter nötig hatte, ein ziemlich großer, und ich darf es daher nicht unterlassen, für die bereitwillige Überlassung der gesamten verfügbaren Aquarien und für die Neuanschaffungen, die gemacht werden mußten und die nicht unerhebliche Kosten verursachten, dem Direktor des Bonner Zoologischen Instituts meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ohne diese Unterstützungen wäre ich schwerlich in der Lage gewesen, meine Experimente mit Erfolg durchführen zu können.

Mein Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. VOIGT, der meiner Arbeit stets ein lebhaftes Interesse entgegenbrachte und sie durch wertvolle Ratschläge fördern half. Er war es auch, der mir beim Einsammeln von Versuchstieren behilflich war und mir, wo es der Gang der Untersuchung mit sich brachte, auch mit seinem eignen konservierten Untersuchungsmaterial aushalf.

Ferner möchte ich es nicht unterlassen, auch Gräfin Dr. MARIA v. LINDEN meinen Dank zu versichern, da ich ihren Ratschlägen manchen Erfolg zu verdanken habe.

Ich begann meine Untersuchungen Anfang April 1902 und setzte sie, ohne größere Unterbrechungen, bis Anfang Mai 1904 fort.

Außer an *Planaria alpina*, *Dendrocoelum lacteum* und *Polycelis nigra* machte ich meine Beobachtungen vornehmlich an *Planaria gonocephala*. Diese Planarie ist in den Bächen der näheren und weiteren Umgebung Bonns so gemein, daß ich mir jederzeit leicht das erforderliche Untersuchungsmaterial in größeren Mengen beschaffen konnte.

Zum ersten Male wird *Planaria gonocephala* von Dugès (30, S. 83) beschrieben. Dugès' Abbildung (Pl. II, Fig. 22) gibt die äußere Körperform vortrefflich wieder. Die anatomischen Verhältnisse, besonders der Geschlechtsorgane, wurden erst durch Schmidt (59, S. 29) bekannt und gezeichnet. Seine Skizze (Taf. IV, Fig. 4), nach einem Quetschpräparat entworfen, weist jedoch mancherlei Ungenauigkeiten auf, veranlaßt durch die Verschiebungen der Organe, die beim Quetschen unausbleiblich sind. Ijima (87, S. 408) berichtigte diese Fehler und beschrieb den Bau der Geschlechtsorgane von *Planaria gonocephala* als im wesentlichen übereinstimmend mit *Planaria polychroa.* Da er sie aber nicht abbildet und auch sonst — allerdings unbedeutende — Abweichungen von *Planaria polychroa* vorkommen, füge ich, um zugleich das Verständnis der nachfolgenden Schilderungen zu erleichtern, ein nach Schnittserien rekonstruiertes Übersichtsbild des Geschlechtsapparats von *Planaria gonocephala* bei (s. Taf. XXV, Fig. 1 und 2).

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß die Tiere in der Regel auf zwei Behälter verteilt wurden. Die Insassen des einen bekamen regelmäßig Futter — etwa alle 14 Tage —, die andern dagegen mußten hungern. Von Zeit zu Zeit wurden Messungen vorgenommen. Die auf diese Weise gewonnenen Ergebnisse habe ich in folgenden Tabellen zusammengestellt. Die Zahlen für die Länge und Breite beziehen sich auf die Größenverhältnisse beim gleichmäßig ausgestreckt kriechenden Tier.

Planaria alpina.

a. Gefütterte Gruppe:

Datum	Größtes Tier	Kleinstes Tier
16. 3. 03	Länge 13 : Breite 2 mm	Länge 10 : Breite 1 mm
15. 6. 03	» 17 : » $2^{1}/_{2}$ mm	» 12 : » $1^{1}/_{3}$ mm
15. 9. 03	» 17 : » $2^{1}/_{2}$ mm	» 13 : » 2 mm
15. 12. 03	» 17 : » $2^{1}/_{2}$ mm	» 14 : » 2 mm

b. Hungernde Gruppe:

Datum	Größtes Tier	Kleinstes Tier
16. 3. 03	Länge 13 : Breite 2 mm	Länge 10 : Breite 1 mm
15. 6. 03	» 10 : » $1^{1}/_{3}$ mm	» 6 : » $^{2}/_{3}$ mm
15. 9. 03	» 7 : » 1 mm	» 4 : » $^{1}/_{2}$ mm
15. 12. 03	» $3^{1}/_{2}$: » $^{1}/_{2}$ mm	» $2^{1}/_{2}$: » $^{1}/_{3}$ mm

Dendrocoelum lacteum.

Zur Verwendung kamen frischgeschlüpfte Junge ziemlich gleicher Größe.

a. Gefütterte Gruppe:

Datum	Größtes Tier	Mittlere Größe	Kleinstes Tier
4. 5. 03	—	Länge $3^1/_2$: Breite $^1/_2$ mm	—
8. 6. 03	Länge 6 : Breite 1 mm	—	Länge 3 : Breite $^1/_4$ mm
1. 7. 03	» 9 : » 1 mm	—	» 4 : » $^1/_2$ mm
5. 8. 03	» 9 : » 1 mm	—	» 6 : » $^3/_4$ mm

b. Hungernde Gruppe:

Datum	Größtes Tier	Mittlere Größe	Kleinstes Tier
4. 5. 03	—	Länge $3^1/_2$: Breite $^1/_2$ mm	—
8. 6. 03	Länge $3^1/_2$: Breite $^1/_2$ mm	—	Länge $2^1/_2$: Breite $^1/_3$ mm
1. 7. 03	» 2 : » $^1/_2$ mm	—	» $^3/_4$: » $^1/_4$ mm
5. 8. 03	» $^3/_4$: » $^1/_4$ mm	—	» $^2/_3$: » $^1/_4$ mm

Planaria gonocephala.

1.

a. Gefütterte Gruppe:

Datum	Größtes Tier	Kleinstes Tier
5. 3. 03	Länge 16 : Breite $1^1/_2$ mm	Länge 12 : Breite 1 mm
15. 9. 03	» 26 : » 5 mm	» 20 : » $3^1/_2$ mm

b. Hungernde Gruppe:

Datum	Größtes Tier	Kleinstes Tier
5. 3. 03	Länge 14 : Breite 2 mm	Länge 11 : Breite 1 mm
15. 9. 03	» 6 : » $^2/_3$ mm	» $2^1/_2$: » $^1/_2$ mm

2.

a. Gefütterte Gruppe:

Die Tiere starben infolge verdorbenen Wassers.

b. Hungernde Gruppe:

Datum	Größtes Tier	Kleinstes Tier
12. 6. 02	Länge 18 : Breite 3 mm	Länge 7 : Breite $1^1/_2$ mm
9. 9. 02	» 15 : » $2^1/_2$ mm	» 5 : » 1 mm
11. 6. 03	» 8 : » $1^1/_2$ mm	» $1^1/_3$: » $^1/_3$ mm

Was die Zeitdauer anbetrifft, die eine Planarie überhaupt zu hungern vermag, so fand ich als äußerste Grenze für *Planaria gonocephala* 14, für *Planaria alpina* 10 Monate. Nach 12monatigem Hungern kroch *Planaria gonocephala* noch munter umher, dann begannen die Tiere allmählich zu kränkeln, und in den letzten Tagen lagen sie stark zusammengekrümmt und aufgebläht am Boden, um schließlich zu platzen.

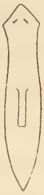
Die Daten der Tabelle geben ein anschauliches Bild von der stetigen Abnahme der Körpermaße. Die Differenzen der Maße zu Anfang und zu Ende der Hungerperiode sind teilweise recht beträchtliche. Bei *Planaria alpina* hat beispielsweise ein Tier nach 9monatigem Hungern nur noch etwa ein Viertel seiner ursprünglichen Größe, während ein Exemplar, das anfänglich von der gleichen Größe wie jenes war, aber regelmäßig weitergefüttert wurde, im gleichen Zeitraum um ein Viertel gewachsen ist, mithin die fünffache Größe des Hungertieres aufzuweisen hat.

Bei *Planaria gonocephala* sind die Unterschiede zum Teil noch beträchtlichere. Das kleinste Tier der hungernden Gruppe (Versuch 1) : $2^1/_2$: $^1/_2$ mm, ist knapp ein Zehntel des größten Tieres der gefütterten Gruppe.

Wie kommen diese auffallenden Größenunterschiede zustande?

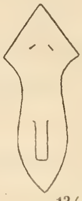
Bei der Größe kommen verschiedene Momente in Betracht. Eine frischgefütterte Planarie ist stark aufgebläht und etwa ein Fünftel länger als vorher. Die anfänglich im Darmlumen befindliche Nahrung wird von den Darmepithelzellen aufgenommen. Diese nehmen dabei an Größe zu. Bei Beginn des Fastens wird zunächst die Nahrung in den Darmepithelzellen aufgebraucht. Dabei werden die Zellen kleiner und kleiner. Schon die früheren Beobachter haben darauf hingewiesen, daß die Darmepithelzellen im Hungerzustande deutlichere Bilder geben, sich daher besser studieren lassen, als wenn sie prall mit Nahrung erfüllt sind. Mit dem Zusammenschrumpfen der Darmepithelzellen ist eine Größenabnahme des ganzen Tieres verbunden. Diese reicht aber nicht aus, das auffällige Kleinerwerden hinreichend zu erklären.

Es wäre nun denkbar, daß, wie die Zellen des Darmes, alle übrigen Körperzellen durch langsames Aufzehren ihrer Reservebestandteile gleichmäßig an Größe abnehmen. In diesem Falle müßte ein gleichmäßiges Schrumpfen des Körpers stattfinden und eine ausgehungerte Planarie als das entsprechend verkleinerte Ebenbild eines normalen Tieres erscheinen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Fig. *A* stellt den Umriß eines normalen Tieres in den natürlichen Größenverhältnissen dar, Fig. *B* den eines Hungertieres ebenfalls in natürlicher Größe. In Fig. *C* wird der dreizehnfach vergrößerte Umriß dieses Hungertieres wiedergegeben. Die Unterschiede treten sofort zutage. Auffällig ist beim Hungertier besonders das starke Hervortreten der Kopfpartie, die fast ein Drittel der gesamten Körperlänge einnimmt, und die recht beträchtliche Verkürzung des postpharyngealen Körperteiles. Das deutet auf innere histologische Umwandlungen hin, über deren Natur uns die nachfolgende von Verworn (04, S. 295) angeführte Ansicht Lucianis Auskunft gibt, daß nämlich »unter den verschiedenartigen Gewebezellen ein Kampf um die Nahrung in der Weise besteht, daß die einen die im Körper vorhandenen Reservestoffe gieriger an sich reißen als die andern und schließlich nach Verbrauch der Reservestoffe sich auch noch das Stoffmaterial der andern selbst aneignen, um ihren Stoffwechsel zu unterhalten«. Es findet also, neben dem Verbrauch der Reservestoffe, eine Zerstörung gewisser Zellgruppen oder ganzer Organe zugunsten andrer statt, und zwar werden nach Barfurth (87a, S. 29) stets »die entbehrlichen und weniger wichtigen Organe zuerst und am stärksten angegriffen und die ihnen entnommene Substanz als Nährmittel für die wichtigeren Organe verwandt«.



1/1
Fig. A

1/1
Fig. B



13/1
Fig. C

Zu den wichtigsten Organen des Tierkörpers gehört ohne Frage das Nervensystem. Stevens (01, S. 404) hat gezeigt, daß bei hungernden Exemplaren von *Planaria lugubris* das Nervengewebe nur Veränderungen von untergeordneter Bedeutung aufzuweisen hat. Was *Planaria gonocephala* anbetrifft, so deutet bereits die voluminöse Kopfpartie stark ausgehungerter Versuchstiere schon äußerlich darauf hin, daß in dem Gehirn ein Verschwinden von Elementen in größerem Umfange nicht stattgefunden haben kann, was durch die histologische Untersuchung bestätigt wird. Bei *Planaria alpina*, deren Gehirn einen weniger charakteristischen Bau zeigt, kommt dies in der äußeren Form der Kopfpartie hungernder Individuen weniger deutlich zum Ausdruck. Im Bereiche des Nervensystems habe ich irgendwie deutlich bemerkbare Zerfallserscheinungen nicht beobachten können.

Was den Darm betrifft, so hat Schultz (02, S. 15 und 16) bei *Dendrocoelum lacteum* die Beobachtung gemacht, daß nach längerem

Hungern die Seitenverzweigungen des Darmes an Zahl abgenommen haben. Dies beruht nach ihm darauf, daß die Darmepithelzellen sich aus ihrem Verbande loslösen, und zwar von den feinsten Verästelungen beginnend nach dem Hauptstamm zu, und dann frei im Mesenchym angetroffen werden. Bei *Dendrocoelum lacteum*, sowie auch *Planaria gonocephala* habe ich keine Beobachtung machen können, die jenen Befunden entspräche. Zwar habe ich gelegentlich — auch bei nichthungernden Tieren — einzelne Partien des Darmepithels abgelöst gefunden, es handelte sich jedoch in solchen Fällen bei meinen Präparaten stets um eine mangelhafte Konservierung. Bei hungernden Tieren konnte ich nur eine, unter Umständen recht beträchtliche, Größenabnahme der Darmepithelzellen feststellen, doch halte ich es durchaus nicht für ausgeschlossen, daß einzelne Zellen zugrunde gehen, muß aber hinzufügen, daß ich deutliche Bilder von der Rückbildung einzelner Zellelemente trotz gut gelungener Konservierung nicht aufzufinden vermochte. Überhaupt wird es immer mit gewissen Schwierigkeiten verknüpft sein, Rückbildungsprozesse an vereinzelten Zellelementen nachzuweisen. Nur wo solche degenerierende Zellen in größerer Menge beieinander liegen, wie z. B. bei den Geschlechtsorganen, erhält man vollständig klare Bilder.

Was zuvor vom Darm gesagt wurde, gilt auch für das Exkretionsgefäßsystem, das Parenchym, den Hautmuskelschlauch und das Körperepithel. Wenn innerhalb dieser Zellgruppen wirklich Zellen zugrunde gehen, geschieht dies jedenfalls vereinzelt und entzieht sich daher leicht der Beobachtung. Das einzige, was beim Vergleich von Schnitten durch ein ausgehungertes Exemplar mit denen von einem gefütterten Tiere in die Augen fällt, ist der Umstand, daß bei dem Hungertier das Parenchym ein weniger lockeres Aussehen zeigt.

Ganz anders verhält es sich aber mit den Geschlechtsorganen. Hier handelt es sich um den Zerfall ganzer Zellgruppen, der so weit geht, daß schließlich überhaupt die Geschlechtsorgane vollständig verschwinden.

Im Verlauf der Untersuchung stellten sich aber gewisse Schwierigkeiten ein. Ich machte nämlich die Beobachtung, daß bei normalen, nichthungernden Tieren der Zustand der Geschlechtsorgane einem periodischen Wechsel unterworfen ist, bei welchem abwechselnd Degenerationsprozesse und Neubildungen von Organen stattfinden. Dies machte eine besondere Untersuchungsreihe an normalen Tieren erforderlich. Auf diese muß ich zuerst eingehen.

Die Entwicklung der Geschlechtsorgane im Kreislauf des Jahres.

Auffälligerweise fehlen bisher Untersuchungen über das Verhalten der Geschlechtsorgane in den verschiedenen Jahreszeiten. Bekannt ist bei einigen Süßwassertricladen nur die Zeit der Kokonablage. Hin und wieder wird auch die Vermutung ausgesprochen, daß sich die Fortpflanzungsperiode in verschiedenen Jahren wiederhole.

Eine über fast 2 Jahre reichende Züchtung von *Planaria gonocephala* bot mir Gelegenheit, auf diese Frage näher einzugehen. Die hauptsächlichsten Erscheinungen sind in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt.

Das Ovar verharrt im ganzen Jahr in fast demselben Zustand.

Bei allen übrigen Geschlechtsdrüsen findet dagegen ein periodischer Wechsel in der Weise statt, daß nach der Entleerung eine Ruhepause eintritt, in der eine Neubildung erfolgt. Alle Einzelheiten werden in einem späteren Kapitel dargestellt; an dieser Stelle sollen nur die Hauptzüge der Entwicklung erörtert werden, wobei in erster Linie die Jahreszeit berücksichtigt werden soll, in der die Entwicklung stattfindet.

Die Hoden haben gegen Ende August ihren Vorrat an Spermatozoen entleert. Sie bilden dann kleine Bläschen, deren Wand von Spermatogonien gebildet wird. Das Lumen schwindet, und man findet Anfang September einen neuen, anfangs soliden Hoden. In dieser Masse tritt sogleich eine Neubildung von Spermatocyten auf, und zwar vom Zentrum aus. Damit treten auch sogleich die ersten Anzeichen einer Hohlraumbildung zutage Im November findet man die ersten reifen Spermatozoen neben andern Entwicklungsstadien. Dann bilden die Spermatogonien nur noch eine Schicht an der Wand des Hodenbläschens.

In den Dotterstöcken werden die nicht verbrauchten Dotterzellen gegen Ende des Sommers zurückgebildet. Im September beginnt eine Neubildung des Dotterstocks, welche von den Stammzellen ausgeht. Die entstehenden Zellstränge lehnen sich schon sehr früh an den Eidottergang an, welcher, gleich dem Eierstock, unversehrt bestehen bleibt. Die Vermehrung der Zellen des jungen Dotterstocks hält den Winter über bis etwa gegen Ende Februar an, später habe ich keine Vermehrung dieser Stammzellen mehr beobachtet. Mit Beginn der warmen Jahreszeit geht eine Veränderung der Zellen vor sich, die Stammzellen werden zu den Dotterzellen. Um die Zeit festzustellen, die für die ganze Entwicklung des Dotterstocks erforderlich ist, stellte ich folgendes Experiment an.

Monat	Ovar	Hoden	Dotterstock	Kokonablage
September	Reife Eier im Zentrum, unreife peripher	Anfang des Monats: Solide Haufen von Spermatogonien mit wenigen Spermatocyten. Ende des Monats: Spermatocyten häufiger, vereinzelt Spermatiden.	Bei den meisten Tieren einzelne Stammzellen in Teilung, vereinzelt bereits kurze Zellstränge in den Darmsepten.	Zahl der Kokons sehr gering. Die letzten Kokons am 29. Sept. beobachtet.
Oktober	Zustand unverändert	Spermatogon. bilden eine Wandschicht um einen Hohlraum, in dessen Innern Spermatocyten u. Spermatiden liegen.	Die Zellstränge von Stammzellen sind meist aus einer Reihe zusammenges., seltener aus zwei Reihen. Zellstränge vorwieg. in der Nähe d. Eidotterganges.	
November	Zust. unverändert	Zustand anfänglich unverändert, gegen Ende des Monats treten die ersten Spermatozoen auf.	Zellstränge von Stammzellen sind mehrreihig.	
Dezember	Zust. unverändert	Die Zahl der Spermatozoen nimmt zu.	Zustand unverändert.	
Januar	Zust. unverändert	Zustand unverändert, die Spermatogonien beginnen den Hauptbestandteil zu bilden.	Zustand unverändert.	
Februar	Zust. unverändert	Zustand unverändert.	Zustand anfänglich unverändert. Gegen Ende des Monats beginnt die Umwandlung der Stammzellen in Dotterzellen.	
März	Zust. unverändert	Zustand unverändert.	Der Umwandlungsprozeß geht weiter. Auftreten von Dotterkügelchen und Fetttröpfchen.	
April	Zust. unverändert	Zustand unverändert.	Zellen nehmen an Größe bedeutend zu, desgl. Dotterkugeln und Fetttropfen.	
Mai	Zust. unverändert	Zustand unverändert.	Die Mehrzahl der Dotterzellen ist reif, nur am Rande der Follikel liegen noch undifferenzierte Stammzellen.	Beginn: Mitte Mai.
Juni	Zust. unverändert	Zustand unverändert.	Der Dotterstock enth. nur reife Dotterzellen.	Kokons am zahlreichsten.
Juli	Zust. unverändert	Zustand unverändert.	Bei den meisten Tieren unveränd. Zustand, bei einigen wenigen gegen Ende Monat beginnender Zerfall der übrig gebliebenen Dotterzellen.	Kokons bis gegen Ende Monat am zahlreichsten. Zahl beginnt abzunehmen.
August	Zust. unverändert	Bei den meisten Tieren anfängl. unveränderter Zustand. Bei einzelnen Tieren ist nur noch die Wandschicht von Spermatozoen vorh., bei andern solide Haufen von Spermatogonien.	Bei den meisten Tieren ist der Dotterstock im Zerfall begriffen.	Zahl der Kokons stark vermindert.

Ich hatte von einer Anzahl von Versuchstieren die eine Hälfte gut 5 Monate hungern lassen, die andre aber normal weiter gefüttert. Anfang März wurden von jedem der beiden Versuche einige Tiere untersucht; bei den gefütterten Individuen zeigte der Dotterstock den für diesen Monat typischen Zustand, d. h. die Stammzellen waren im Begriff, sich in Dotterzellen umzuwandeln, während die Hungertiere keine Spur von einem Dotterstock besaßen. Letztere wurden von jetzt ab mit Futter versehen, nicht reichlicher wie die andern. Am 3. August wurde der erste Kokon abgelegt. Die Entwicklung des Dotterstocks hatte also etwa 5 Monate in Anspruch genommen.

Sobald die Dotterzellen reif sind, beginnt die Kokonablage. Bei einigen Tieren war dies bereits Mitte Mai der Fall. Die Mehrzahl der Tiere legt ihre Kokons im Juni und Juli ab, einzelne Nachzügler auch noch im August und September[1]. Im Durchschnitt legt jedes Tier drei Kokons, die, wie ich beobachtet habe, in ziemlich kurzen Zeiträumen hintereinander gebildet werden, was man daraus ersehen kann, daß Tiere, die neben einem frisch abgelegten Kokon sitzen, bereits einen zweiten in ihrem Innern erkennen lassen. Gegen Ende der Kokonablage erfolgt dann die Degeneration der in den Dotterstöcken zurückgebliebenen Dotterzellen. Bei den Tieren, die ihre Kokons früher abgelegt haben, treten ihre Zerfallserscheinungen natürlich auch früher auf, wie bei den andern. Daher kommt es, daß man bei ersteren bereits mitten im Sommer degenerierende Dotterzellen antreffen kann.

Bei *Planaria gonocephala* besteht also eine regelrechte Periodicität in der Reifung der Geschlechtsorgane. Im Herbst und Winter wird die Entwicklung eingeleitet, bei Beginn des Frühlings erfolgt die Reifung der Produkte und im Sommer werden die Kokons abgelegt.

Wie oft sich diese Periode wiederholt, konnte ich nicht feststellen. Meine Beobachtungen beschränken sich auf 2 Jahre. Während dieser beiden Jahre konnte ich aber mit Sicherheit eine Wiederholung der Fortpflanzungsperiode feststellen.

Planaria polychroa habe ich zwar nicht das ganze Jahr hindurch systematisch auf den Zustand der Geschlechtsdrüsen untersucht, die Schnitte aber, die ich gelegentlich ausführte, zeigten eine genaue

---

[1] Ich habe in meinem Aufsatz: »Die Geschlechtsorgane der Süßwassertricladen im normalen und im Hungerzustande« (Verh. d. nat. Vereins d. preuß. Rheinlande, 61. Jahrgang 1904, S. 27—36) die Verhältnisse zahlenmäßig belegt und beschränke mich daher an dieser Stelle darauf, auf denselben zu verweisen

Übereinstimmung in der Entwicklung der Geschlechtsorgane mit *Planaria gonocephala.* Ich nehme daher keinen Anstand, anzunehmen, daß obige Übersichtstabelle, vielleicht mit geringfügigen Abänderungen, auch für *Planaria polychroa* Gültigkeit hat.

Bei *Polycelis nigra* begann die Kokonablage Anfang Mai, also etwas eher, wie bei *Planaria gonocephala*, aber doch erst in der warmen Jahreszeit.

Diese drei Planarien kann man also als Sommerlaicher bezeichnen.

Bisher galten *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta* als einzige Vertreter der Planarien, die in unsern Gegenden vorzugsweise in der kalten Jahreszeit ihre Kokons ablegen. Um so mehr war ich überrascht, als ich Ende Oktober und Anfang November eine ganze Reihe Exemplare von *Dendrocoelum lacteum* fing, die samt und sonders reife Dotterstöcke besaßen. Ich hielt die Tiere im Aquarium bei einer Wassertemperatur, wie sie am Boden stehender Gewässer im Winter vorzuherrschen pflegt, also zwischen + 2° C und + 4° C. Die Tiere begannen bereits im November Kokons abzulegen. Die Kokonablage hielt den ganzen Winter über an bis Anfang März. Die meisten Kokons wurden von Ende Januar bis Ende Februar abgelegt.

Ijima (84, S. 441) erwähnt bereits, daß man im Sommer vergeblich nach einem geschlechtsreifen Exemplar von *Dendrocoelum lacteum* suche, was ich übrigens bestätigen kann. Bei *Dendrocoelum lacteum* finden die Entwicklungsprozesse, die man bei *Planaria gonocephala* im Winter beobachtet, im Sommer statt. Es verhält sich gerade entgegengesetzt wie *Planaria gonocephala*, seine Fortpflanzungszeit fällt in den Winter. *Dendrocoelum lacteum* ist also ein Winterlaicher, ausgesprochener wohl noch als *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta.* Die Untersuchungen Kennels (87) und Voigts (94, 96, 01) haben für jene beiden Planarien dargetan, daß sie als echte Eiszeitrelicte anzusprechen sind. Ob nun *Dendrocoelum lacteum* auch zu ihnen zu rechnen ist, oder ob es erst nach der Glacialzeit aus dem Norden her in unsre Gewässer eingeschleppt wurde, um dies zu entscheiden, sind unsre Kenntnisse von der geographischen Verbreitung dieses Strudelwurms noch zu lückenhaft.

Meine Beobachtungen stehen im Widerspruch mit denen, welche Mattiesen (04, S. 277 u. ff.) vor kurzem veröffentlichte. Es scheint mir aber, daß die Versuchstiere jenes Autors unter Verhältnissen gezüchtet wurden, die nicht als völlig normale bezeichnet werden können. Die Empfindlichkeit der Planarien gegenüber Temperatureinflüssen ist eine sehr große und es ist daher nicht ausgeschlossen, daß beispielsweise ein warmer Herbst das Ende der Kokonablage für die Sommerlaicher hinausschiebt, während ein kalter Herbst die Winterlaicher möglicherweise veranlaßt, mit dem Laichgeschäft früher zu beginnen. Daß infolgedessen die Angaben der einzelnen Beobachter leicht Differenzen aufweisen können, liegt auf der Hand. Da ich aber meine biologischen Beobachtungen von Monat zu Monat durch mikroskopische Untersuchungen kontrollierte, glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich an meiner Auffassung festhalte, nach der die Fortpflanzungszeit der Planarien einem periodischen Wechsel unterworfen ist.

Voruntersuchungen und Hilfsversuche.

Eine Arbeit, wie die vorliegende, hat zur Voraussetzung, daß die anatomischen und histologischen Verhältnisse des Planarienkörpers hinreichend genau bekannt sind. Nach der vorliegenden, ziemlich umfangreichen Turbellarienliteratur zu urteilen, mußte man annehmen, daß dieser Voraussetzung Genüge geleistet sei. Aber eine intensive Beschäftigung mit den einzelnen Organgruppen, wie sie das Studium pathologischer Prozesse notwendig mit sich bringt, ließ mich erkennen, daß unsre Kenntnisse in manchen Fällen, trotz sorgfältiger Untersuchungen, doch noch eine ganze Reihe Lücken aufwiesen, die für meine Arbeit recht störend waren. So wurde leider die Fertigstellung dieser Arbeit dadurch sehr verzögert, daß ich mich genötigt sah, in verschiedenen Fällen erst den normalen Bau des Organs von Grund auf neu zu untersuchen, ehe ich mich an das Studium jener Erscheinungen wagen durfte, die als Folgen starker Inanitionszustände auftreten.

Einzelne, für die richtige Beurteilung der histologischen Verhältnisse im allgemeinen wichtige Befunde will ich hier voranstellen, um spätere Wiederholungen zu vermeiden.

Die Untersuchungen von Jander (96) und Bettendorf (97) haben dargetan, daß bei Planarien und Trematoden insofern Eigentümlichkeiten im Bau ihres Muskelelements bestehen, als Protoplasma und Kern — zusammen den Myoblasten repräsentierend — bisweilen recht weit von der dazu gehörigen kontraktilen Substanz abgerückt erscheinen, mit dieser nur durch einen feinen Protoplasmafaden verbunden (vgl. Jander [96], Taf. I, Fig. 18, 19, 22). Jander hat bereits für den Pharynx der Tricladen sich daraus ableitende

Lagebeziehungen zwischen Muskelfaser und Myoblast erörtert. Diese Lagebeziehungen beschränken sich nicht auf den Pharynx, sondern kommen auch, wie ich festzustellen vermochte, in weit ausgedehnterem Maße bei den Geschlechtsorganen zur Geltung. Meist vereinigen sich die Muskelfasern zu einer kompakten, scheinbar kernlosen Schicht, während die dazugehörigen Myoblasten außerhalb dieser Schicht Platz gefunden haben und sich zu einer besonderen drüsenartig aussehenden Lage gruppieren. So wurden die Myoblasten von den früheren Beobachtern vielfach für besonders modifiziertes Bindegewebe, oder, wegen ihrer birnförmigen Gestalt, für Drüsenzellen gehalten. Wir begegnen solchen Muskulaturanordnungen vornehmlich beim Eidottergang, beim Uterusgang, beim Penis und bei der Penisscheide.

Die oben angeführte Arbeit von JANDER (96) bezieht sich hauptsächlich auf eine Untersuchung der Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Auch bei gewissen Epithelien treten analoge Erscheinungen wie bei der Muskulatur auf. JANDER zeigte, daß der an der Oberfläche des Pharynx liegende plattenförmige Teil der Epithelzelle kernlos ist, während der übrige Teil des Zellkörpers samt dem Kern in einer tiefer gelegenen Schicht zu suchen ist und mit der Platte nur durch einen dünnen Plasmastrang in Verbindung steht (vgl. JANDER [96], Taf. I, Fig. 8, 9, 10). Solche stempelförmige Zellen konnte ich als Auskleidung des Eidotterganges und Uterusganges feststellen.

Größere Schwierigkeiten verursachte eine genaue Beurteilung des Bindegewebes, des sog. Parenchyms. Eine vortreffliche Zusammenstellung der vielen verschiedenen Ansichten der Autoren hat CURTIS (02, S. 529—532) vor kurzem veröffentlicht. Ich kann mich daher knapp fassen. In Übereinstimmung mit JANDER (96, S. 22—24) und SCHNEIDER (02, S. 306 und 307) fasse ich das Bindegewebe der Planarien als aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt auf. Der eine Bestandteil wird repräsentiert durch stark verästelte Zellen, deren Ausläufer höchstwahrscheinlich miteinander kommunizieren. Diese Zellen sind die Bildner des zweiten Bestandteils. Dieser besteht aus feinen Lamellen und Bälkchen und bildet eine Grundsubstanz von wabenartigem Aufbau. Es ist mit Sicherheit zu erwarten, daß sich durch die GOLGI-Methode auch hier dieselben Resultate ergeben werden, wie sie ZERNECKE (96) bei den Cestoden und BLOCHMANN (96) bei den Trematoden erhielten. Die Launenhaftigkeit dieser Methode erwies sich für mich so zeitraubend, daß ich mich entschließen mußte, nach dieser Richtung hin bereits angestellte Untersuchungen einstweilen einzustellen.

Weit mehr als das eigentliche Bindegewebe erweckten mein Interesse die sog. Stammzellen (Keller [94] und Curtis [02]), welche neben den verästelten Bindegewebszellen hier und dort zerstreut, zwischen jenen vorkommen. Sie sind von rundlicher und ovaler Gestalt und besitzen einen deutlichen Kern. Da man bei Regenerationsversuchen die Beobachtung gemacht haben will, daß diese Stammzellen nach dem regenerierenden Körperteile wandern, so zog ich, um diese Fähigkeit der amöboiden Beweglichkeit mit größerer Sicherheit nachzuweisen, in Erwägung, ob man die Ortsveränderung nicht vielleicht auch dadurch nachweisen könne, daß man die Stammzellen durch irgendwelche Reize anlocke. Dabei hatte ich die Untersuchungen von Metschnikoff (82, S. 315; 79, S. 382) im Auge. Dieser Forscher hat bei Spongien die Beobachtung gemacht, daß Zellen, die teils dem Mesoderm, teils dem Entoderm angehörten, sich mit Karminkörnchen beluden, wenn das Tier mit Karmin gefüttert wurde, und sich dann, amöboid kriechend, fortbewegten. Ferner berücksichtigte ich die Entdeckung Kükenthals (85, S. 331), daß die sog. Wanderzellen gewisser Anneliden sich mit Fett beladen, um dieses beispielsweise zu den Muskeln zu transportieren, an die sie es abgeben.

Nach diesen Gesichtspunkten richtete ich meine Versuche ein. Die Anstellung eines entsprechenden Farbstofffütterungsversuchs bei Planarien bot von vornherein wenig Aussicht auf ein Gelingen, da Metschnikoff beobachtet hat, daß Karmin in den Darmepithelzellen verdaut wird. Um vollständig sicher zu gehen, habe ich die Versuche trotzdem wiederholt und eine Reihe von Individuen von *Planaria gonocephala* außer mit Karmin auch noch mit Indigo und Zinnober gefüttert, welche dem Tiere in fein zerteiltem Zustande, mit dem Fettkörper von Mehlkäferlarven verrieben, verabreicht wurden. Es lag nicht in meiner Absicht zu untersuchen, ob die aufgenommenen Farbsubstanzen in den Darmzellen wirklich verdaut oder ob sie nicht vielmehr nach dem Darmlumen zu ausgestoßen werden. (Für letzteres spricht die Beobachtung, daß die aufgenommenen Farbstoffe, die anfangs gleichmäßig durch die Darmepithelzelle verteilt sind, sich später am freien Ende ansammeln, ehe sie verschwinden.) Der eigentliche Zweck des Versuchs war vielmehr der, zu kontrollieren, ob etwa die leicht zu beobachtenden Farbstoffpartikelchen nach dem Körperparenchym zu in vermutliche Wanderzellen übertreten. Dies ist jedoch nicht der Fall, wie ich durch etwa 30 Fütterungsversuche feststellen konnte.

Während Farbstoffe also nicht in das Mesenchym übertreten, läßt sich ein solcher Übertritt bei Fett deutlich beobachten, das durch Osmierung sicher nachzuweisen ist. Um über die Verteilung des Fettes im Körper Klarheit zu gewinnen, ließ ich eine Anzahl Tiere so lange hungern, bis in den zur Probe konservierten und in Schnitte zerlegten Tieren keine Spur von Fett mehr nachzuweisen war. Die übrigen Tiere wurden nun mit dem Fettkörper von Mehlkäferlarven gefüttert. Von diesen Tieren wurde von Zeit zu Zeit eines getötet und auf die Verteilung des Fettes untersucht. Kurz nach der Fütterung zeigte sich das Fett innerhalb der Darmepithelzellen in eigenartiger Weise verteilt. Während nämlich dem Darmlumen zu die Fetttropfen sehr groß waren, nahmen sie nach der Basis der Zelle zu mehr und mehr an Größe ab. Die durch amöboide Fortsätze der Zelle aufgenommenen größeren Fetttropfen werden offenbar durch die Tätigkeit des Protoplasmas in kleinere Tröpfchen zerlegt. Bei Tieren, die mehrere Tage nach der Fütterung konserviert wurden, bemerkt man Fett in Gestalt ganz winziger Tröpfchen im Parenchym, und zwar zunächst nur in unmittelbarer Umgebung des Darmes. Später war das Fett weiter im Körper verteilt, bis es schließlich ziemlich gleichmäßig verbreitet angetroffen wird. Soweit ich aus meinen Untersuchungen ersehen konnte, bestätigt sich auch bei den Planarien die von Blochmann (96) für die Cestoden ausgesprochene Vermutung, wonach das Fett durch die verästelten Bindegewebszellen im Körper verbreitet wird, indem die Fetttropfen durch die verästelten Ausläufer von einer Bindegewebszelle in die andre übertreten. Vorderhand war für mich das Ergebnis am wichtigsten, daß eine Anlockung der sog. Stammzellen an den Darm heran sich auch nicht durch die Fütterung eines Tieres mit Fett erreichen ließ.

Aber die Tätigkeit etwa vorhandener Wanderzellen brauchte nicht notwendig im Transport von Nahrungsstoffen zu bestehen. Wie vielseitig sie sind, geht aus einer Übersicht hervor, die Korschelt (89, S. 25—28) zusammenstellte. Ein Hauptwirkungsfeld ist ihre Beteiligung am Abbau untergehender Organe. So fand Barfurth (87b) Leucocyten eifrig beschäftigt die zerfallenden Muskelreste, die bei der Rückbildung des Froschlarvenschwanzes auftreten, zu fressen und dann fortzuschaffen. Da im Verlauf der Hungerversuche sich Zerfallserscheinungen im Bereich der Geschlechtsorgane einstellten, bedurfte die Frage nach einer etwaigen Phagocytose einer eingehenderen Prüfung, dies um so mehr, als Lehnert (91, S. 342) bei regenerierenden Landplanarien beobachtete, daß mit Hilfe kleiner, rundlicher Körper, der Stoffträger, ein Transport zerfallender Gewebe stattfinde. Allein so aufmerksam ich auch solche Partien nach Phagocyten absuchte, wo ein lebhafter Zerfall eingetreten war, fand ich keine Anzeichen, die für eine Mithilfe von Wanderzellen, überhaupt für ein Vorhandensein solcher Zellen gesprochen hätten.

So bliebe denn nur noch die Möglichkeit offen, daß Wanderungen von Stammzellen in irgend einem Zusammenhange mit den Regenerationsprozessen stehen. Thacher (02, S. 635) und Curtis (02) nehmen dies auch an. Meine Beobachtungen haben mir jedoch keine sicheren Anhaltspunkte für eine Wanderung dieser Zellart bei der Regeneration geliefert. Da sich aber meine Arbeit auf den Abbau von Organen bezieht und nicht auf den Aufbau, hatte die endgültige Entscheidung dieser Frage für mich keine besondere Bedeutung mehr. Für mich war es von Wichtigkeit zu erfahren, ob eine Phagocytose beim Abbau untergehender Organe stattfindet. Diese tritt nicht ein, wie oben erwähnt, vielmehr verschwinden diese, wie später im einzelnen nachgewiesen werden soll, durch Nekrobiose und Zerfall.

Was die Natur der Stammzellen betrifft, so handelt es sich nicht, wie frühere Untersucher meinten, um eine besondere zweite Form von Bindegewebszellen, sondern um völlig indifferente Zellen embryonalen Charakters, wie Keller u. a. nachgewiesen haben, eine Ansicht, die durch die neuesten Untersuchungen von Bresslau (04, S. 278) noch eine besondere Stütze erhält. Dieser macht darauf aufmerksam, daß während der Embryonalentwicklung eine auffällig lebhafte Vermehrung der Stammzellen stattfindet, die man später im ganzen Körper verteilt antrifft. Die Bedeutung dieser Stammzellen ist eine doppelte: sie bilden den Mutterboden für die postembryonal entstehenden Geschlechtsorgane, und daneben fällt ihnen die Rolle zu, bei Verletzungen die etwa verloren gegangenen Körperteile zu ergänzen.

Diese Voruntersuchungen, sowie eine ganze Reihe andrer, die ich vornehmen mußte, um den histologischen Bau des normalen Tieres hinreichend klarzulegen, verzögerten leider die Hauptuntersuchungen so sehr, daß ich nur die bei den weiblichen Geschlechtsorganen auftretenden Degenerationsprozesse ausführlicher behandeln konnte, während ich die gleichen Erscheinungen bei den männlichen Geschlechtsorganen zwar in ihrem Gesamtverlauf festgestellt habe, eine Reihe von histologischen Einzelheiten aber einer späteren, eingehenderen Untersuchung vorbehalten muß.

Die Nekrobiose der Gechlechtsorgane.

1. Abschnitt.

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

A. Histologie und Anatomie des normalen Tieres.

Allgemeine Organisationsverhältnisse.

Die weiblichen Geschlechtsorgane werden bei den Planarien durch die Ovarien und die Dotterstöcke repräsentiert. Die Ovarien sind nur in einem einzigen Paare vorhanden, dagegen ist die Zahl der Dotterstockfollikel eine recht beträchtliche.

Als Ausfuhrwege der Geschlechtsprodukte dienen, der Zweizahl der Ovarien entsprechend, zwei lange Kanäle. Da sie außer den Eizellen auch die Dotterzellen nach außen befördern, halte ich die frühere Bezeichnung Eileiter — Oviduct — zu eng gefaßt und werde sie daher künftig Eidottergänge nennen. Zur Aufnahme der Dotterzellen besitzen sie im größten Teile ihres Verlaufs besondere Vorrichtungen, die teils als Dottertrichter, teils nur in Form eines einfachen Spaltes, als Dotterpforten ausgebildet sind. Die Eidottergänge münden, getrennt oder auch zu einem unpaaren Gange vereinigt, in die Genitalhöhle oder das Atrium ein. Meist geschieht dies in einem besonderen Abschnitt, der zu einer Vagina umgestaltet ist. Das Atrium steht mittels des Genitalporus mit der Außenwelt in Kommunikation.

Da Eier und Dotterzellen in Form eines Kokons abgelegt werden, dienen die Hilfsorgane im wesentlichen zur Herstellung desselben. Als solche Hilfsorgane wären zu nennen: der sog. Uterus, der durch den Uterusgang mit dem Atrium in Beziehung tritt, und die Schalendrüsen, die bald in die hintere Region der Eidottergänge oder ihres unpaaren Endabschnittes, bald in die Genitalhöhle selbst einmünden.

Die Ovarien.

Die Ovarien von *Planaria gonocephala* sind kugelige Körper und liegen hinter dem Gehirn an der Innenseite der Nervenstämme unmittelbar auf der inneren Längsmuskulatur des ventralen Hautmuskelschlauches. Ihre Größe ist ansehnlich und beträgt fast ein Drittel des Körperdurchmessers. Sie sind von einer strukturlosen Basalmembran umgeben und bergen im Innern, eingebettet in ein Stroma, Eier verschiedener Reifezustände. Die reifsten Eier liegen zentral und enthalten im Plasma deutliche Dotterkugeln ohne regelmäßige Anordnung. Die peripheren Zonen des Eierstocks werden von den unreifen Eiern eingenommen, welche successive heranreifen. Eine Keimzone fehlt bekanntlich dem Planarienovar. Es geht hervor aus einem soliden Haufen gleichartiger Stammzellen. In diesem tritt im Verlauf der Entwicklung eine Sonderung derart ein, daß ein Teil der Stammzellen zu den jungen Eiern wird, während der andre das Stroma bildet. Die Eier reifen, wie MATTIESEN (03) zeigte, anfänglich ziemlich gleichmäßig heran, später bekommen die im Zentrum gelegenen gegenüber den peripheren einen größeren Vorsprung. Die Stromazellen stellen nach außen eine Art Follikelepithel her, nach innen durchziehen sie das Ovar als reich verästelte Zellen, den Bindegewebszellen nicht unähnlich. Was die Bedeutung der Stromazellen anbetrifft, so sind IJIMA (84, S. 412), CHICHKOFF (92, S. 528) (beide für paludicole Turbellarien), BÖHMIG (91, S. 327) (für rhabdocöle Turbellarien), und v. GRAFF (99, S. 152) (für terricole Turbellarien) der Ansicht, die Stromazellen dienten den Eiern zur Nahrung. Ich erblicke ihre Bedeutung ebenfalls in einer Beteiligung an der Ernährung der Eier, doch glaube ich annehmen zu müssen, dieselbe erfolge mit Hilfe der Stromazellen nicht auf Kosten derselben, indem sie, gleich den Bindegewebszellen, die Nahrungspartikel von Zelle zu Zelle weitergeben, auf welche Weise die zentral gelegenen Eizellen schneller mit Nahrung versorgt werden, als wenn diese langsam durch die einzelnen Zonen des Ovars hindurchdiffundiert.

Was die Ovarien von *Dendrocoelum lacteum* anbetrifft, so stimmen meine Beobachtungen mit denen IJIMAS überein. Seine Auffassung vom Stroma vermag ich jedoch nicht zu teilen.

Das gleiche mache ich in bezug auf *Planaria alpina* CHICHKOFF gegenüber geltend. Auch habe ich nicht bemerken können, daß die Ovarien dieser Art bei ihrer Entwicklung einer Gestaltveränderung unterworfen sind. Sämtliche Ovarien, die ich in großer Zahl und in allen möglichen Entwicklungsstadien zu Gesicht bekam, besaßen eine ziemlich regelmäßige Kugelform.

Die Dotterstöcke.

Schon KENNEL (79, S. 140) erkannte, daß die Dotterstöcke kein Ganzes bilden, wie seine Vorgänger bis dahin angenommen hatten, sondern daß sie aus einzelnen Follikeln bestehen, deren jeder einzelne für sich in den Eidottergang einmündet. Ijima (84, S. 417) bestätigt Kennels Beobachtungen. Seine Beschreibung des Dotterstockes von *Dendrocoelum lacteum* ist so genau, daß ich nichts hinzuzufügen habe. Im wesentlichen trifft sie auch für *Planaria gonocephala* zu, nämlich im vorderen Körperteil erstrecken sich die Follikel der Quere nach, während sie im Schwanzteil der Länge nach verlaufen. Bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa*, wo die Hoden ausschließlich dorsal liegen, nehmen die Dotterstöcke vorwiegend die ventrale Körperpartie ein und entsenden nur innerhalb der Darmsepten Ausläufer dorsalwärts.

Die einzelnen Zellelemente des Dotterstocks sind anfangs ziemlich dicht aneinander gelagert, erst, wenn durch das Austreten von Dotterzellen in den Eidottergang mehr Platz vorhanden ist, liegen sie recht locker. So erklärt es sich, daß Schneider (02, S. 309) und Curtis (02, S. 546) von einer epithelartigen Anordnung im Umkreis eines auftretenden Lumens reden. Wie Curtis (02, S. 546) bei *Planaria maculata* habe ich bei *Planaria gonocephala* im Dotterstock nur eine einzige Zellart angetroffen, im Gegensatz zum Dotterstock der Terricolen, wo v. Graff (99, S. 155) neben Dotterzellen eine Art von Stroma beobachtete.

Die Dotterzellen werden häufig beschrieben. Selten stimmen aber die Beschreibungen der Autoren vollständig genau überein. Das hat seinen Grund in zweierlei. Erstlich hat man sich darüber klar zu werden, welchen Reifezustand der Dotterzelle der betreffende Autor vor sich hatte, und zweitens spielt die angewendete Konservierungsflüssigkeit eine nicht unerhebliche Rolle. Schon Hallez (79, S. 66) untersuchte den Einfluß der Reagentien auf Dotterzellen und seine Abbildungen (Taf. X, Fig. 19 und 21) zeigen, wie verschiedenartig das Aussehen einer Dotterzelle werden kann, je nachdem er Salpetersäure oder Essigsäure zur Fixierung benutzte. Ich habe dieselben Erfahrungen gemacht und meine Präparate boten ein sehr wechselndes Bild dar, sobald ich die Konservierungsflüssigkeit wechselte[1].

---

[1] Von den vielen Reagentien, die ich ausprobierte, erwiesen sich als am vorteilhaftesten Sublimat und Chromosmiumessigsäure.

Die konzentrierte Sublimatlösung kam kalt zur Verwendung. Die Objekte wurden im Schnitt gefärbt. Als empfehlenswertester Farbstoff ergab sich das Methylgrün, und zwar in dünner alkoholischer Lösung bei 24stündiger Färbedauer. Die Plasmafärbung wurde mit Orange G oder Fuchsin S ausgeführt, Was die Autoren anbetrifft, so vertreten sie ganz allgemein die Ansicht, die reife Dotterzelle enthalte außer einem Kern nur noch **eine** Art von Plasmaeinschlüssen, die sog. Dotterkugeln. Kennel (79, S. 139) redet bei *Dendrocoelum lacteum* von »Öltröpfchen« und Böhmig (91, S. 333) berichtet über das Verhalten der Plasmaeinschlüsse von Dotterzellen rhabdocölider Turbellarien zu den Farbstoffen, »daß sie sich mit Osmiumsäure schwarz, mit Pikrokarmin reingelb« färben ließen. Erst Mattiesen (04, S. 284 und 285) wies das Vorhandensein von zweierlei Plasmaeinschlüssen nach. Ich kam zu demselben Resultat, als ich die Bilder verglich, die ich auf die beiden zuvor erwähnten Methoden erhielt. Da die Unterschiede, die zwischen einer Dotterzelle von *Planaria gonocephala* und *Dendrocoelum lacteum* bestehen, außerordentlich geringfügige sind, kann ich hier von beiden gemeinsam reden.

Der Kern einer reifen Dotterzelle ist groß, fast kugelig und färbt sich unter allen Umständen ausgezeichnet. Das Kernkörperchen ist ebenfalls deutlich sichtbar, besitzt ansehnliche Größe und liegt excentrisch der Kernmembran genähert. Selten liegt der ganze Kern genau in der Mitte der Zelle.

Das Protoplasma ist stark granulös und bildet eine deutliche Zellgrenze aus.

Charakteristisch sind für die Dotterzellen die Einschlüsse des Protoplasmas. Im Gegensatz zu sämtlichen früheren Beobachtern erbrachten Mattiesens Untersuchungen, dessen Resultate sich mit meinen Beobachtungen völlig decken, den Nachweis, daß wir **zweierlei** Arten zu unterscheiden haben.

1) Durch das Zellplasma regellos zerstreut enthält die Dotterzelle kleine Kügelchen nahezu gleicher Größe. Ihre Zahl schwankt von Zelle zu Zelle. Im allgemeinen kann man sagen, daß sie bei *Dendrocoelum lacteum* zahlreicher sind als bei *Planaria gonocephala.* Sie gerinnen bisweilen beim Abtöten der Zelle so stark, daß das Einbettungsmedium nicht einzudringen vermag. Diese Kügelchen sind zweifelsohne die von den Autoren beschriebenen Dotterkugeln.

---

je zarter sie ist, um so klarer treten die verschiedenen Zellbestandteile hervor. Es ist darauf zu achten, daß die Konservierungsflüssigkeit keine Essigsäure enthält, weil diese die Methylgrünfärbung stark beeinträchtigt.

Die mit Chromosmiumessigsäure behandelten Präparate wurden nach Strasburger (Das botanische Praktikum, 4. Aufl., 1902) mit Safranin-Gentianaviolett-Orange im Schnitt gefärbt. Bei behutsamer Anwendung von Xylol geht das osmierte Fett nicht in Lösung.

Beachtenswert ist ihr Verhalten gegen Kernfarbstoffe, welche von ihnen samt und sonders aufgenommen werden. Diese Eigentümlichkeit ist von mir als sehr lästig empfunden worden, als es sich darum handelte, Kern und Dotterkugeln in degenerierenden Dotterzellen zu unterscheiden.

2) Stets in geringerer Anzahl wie die zuvor erwähnten Dotterkugeln lassen sich, neben diesen, Fetttropfen durch Osmiumsäure nachweisen. Die Zahl ist ebenfalls schwankend, bei *Planaria gonocephala* jedoch größer wie bei *Dendrocoelum lacteum*. Oft findet man einen sehr großen Tropfen zusammen mit vielen kleineren, manchmal hingegen mehrere mittelgroße in geringerer Anzahl. Die Dotterstöcke erweisen sich somit als fettaufspeichernde Organe.

Eine reife Dotterzelle kam in Fig. 5 zur Abbildung.

Während bei Rhabdocöliden auch unreife Dotterzellen zur Verwendung kommen, nämlich bei der Sommereibildung (nach Bresslau [03, S. 130 und 131]), verlassen bei den Planarien stets nur reife Dotterzellen den Follikel. Dies geschieht mit Hilfe von Pseudopodien, die von den Dotterzellen bekanntlich ausgesendet werden können.

Die im Follikel zurückbleibenden Dotterzellen gehen zugrunde, dann erst setzt eine Neubildung des Dotterstockes ein.

In Übereinstimmung mit den Beobachtungen Ijimas (84, S. 455) und Curtis' (02) fand ich, daß auch bei *Planaria gonocephala* die Entstehung und Neubildung des Dotterstockes von den Stammzellen ausgeht. Bei Beginn des Herbstes findet man häufig in den Darmsepten und in der Nähe des Eidotterganges Stammzellen in Teilung — die Teilung des Kernes erfolgt auf indirektem Wege —, es entstehen Zellstränge, die zunächst einreihig sind und schon frühzeitig mit dem Eidottergang in Verbindung treten. Durch fortgesetzte Teilung der Zellen nehmen die Zellstränge an Ausdehnung zu und bestehen später aus mehreren Zellreihen (vgl. die Fig. 4 auf Taf. XXV). Bei Beginn des Frühjahrs, wo die Lebensbedingungen wieder günstigere werden, so daß Überschüsse im Stoffwechsel erzeugt werden können, beginnt die Umwandlung der Stammzellen in Dotterzellen. Sobald diese einsetzte, konnte ich keine Vermehrung der Stammzellen mehr beobachten, wie ich Ijima gegenüber betonen muß. Die Umwandlung betrifft zunächst die zentralen Zellen des Follikels. Solche Stadien wird wohl Curtis (02, S. 552) im Auge gehabt haben, wenn er von zwei Kernarten in den Dotterstockfollikeln redet, einer größeren und einer kleineren Kernart. Die Umwandlung der Stammzellen ist nämlich mit einem Wachstum der Zelle verknüpft. Die Stammzelle hat einen Durchmesser von etwa 6,9 μ, der Kern von etwa 5,8 μ. Eine reife Dotterzelle mißt im Durchmesser durchschnittlich 35 μ, ihr Kern 8,1 μ bis 9,3 μ. Während Kern und Protoplasma anfangs recht dicht sind und sich meist sehr intensiv färben, zeigen sie später lockere Strukturen und färben sich blasser. Hand in Hand mit der Größenzunahme und jenen Strukturveränderungen geht das Auftreten der Dotterkugeln und Fetttropfen. Anfänglich sind beide ziemlich winzig, im Verlauf der Entwicklung nehmen sie aber mehr und mehr an Größe zu. In einer reifen Dotterzelle beträgt die Größe der Dotterkugeln durchschnittlich 2,3 μ, die der Fetttropfen 6,9 μ bis 9,3 μ. Über die Entstehung der Dotterkugeln bin ich mir nicht völlig klar geworden; handelt es sich um Bildungen des Zellplasmas oder, was mir größere Wahrscheinlichkeit für sich hat, um chromatische Bestandteile des Kernes. Zu letzter Ansicht habe ich mich durch verschiedene Momente bringen lassen. Es liegen nämlich vielfache Beobachtungen aus dem Tierreich vor, wonach bei der Eireifung ein Ausstoßen chromatischer Bestandteile des Kernes in das Zellplasma stattfindet, die zur Bildung der Dotterplättchen Anlaß gibt. Einen ähnlichen Zusammenhang zwischen der Reifung des Kernes und der Entstehung der Dotterkugeln im Ei rhabdocölider Turbellarien vermutet auch Böhmig (91, S. 326). Nun leitet der Kern einer jungen Dotterzelle in der Tat, wie ich festzustellen vermochte, Umlagerungen des Chromatins ein, er wird chromatinärmer. Sodann ist das Verhalten der Dotterkugeln gegen Kernfarbstoffe sehr verdächtig. Das sind alles Gründe, die mir die Vermutung nahegelegt haben, einen ursächlichen Zusammenhang zwischen Chromatinreduktion des Kernes und Auftreten von Dotterkugeln anzunehmen, obwohl ich ein direktes Austreten von Chromatinbröckchen aus dem Kern und eine anfängliche Lagerung der Dotterkugeln in unmittelbarer Nähe des Kernes nicht habe beobachten können.

Der Eidottergang.

Der Eidottergang läßt sich am zweckmäßigsten in drei Abschnitte zerlegen: in einen vorderen, die Tuba, in einen mittleren, die Region der Dotterpforten und Dottertrichter, und in einen hinteren, den Endabschnitt. Obwohl jeder dieser Teile seine charakteristischen Bauverhältnisse aufweist, sind die Übergänge keineswegs schroff, sondern vollziehen sich allmählich.

Die Tuba. Der Eidottergang verläßt, wie ich beobachtete, das Ovar von *Planaria gonocephala* an der dorsalen Außenfläche und macht dann eine fast rechtwinklige Biegung, um darauf gerade gestreckt nach hinten zu verlaufen. Er legt sich mit einer trompetenförmigen Erweiterung an das Ovar an. Die Epithelzellen der Tuba sitzen einer feinen Basalmembran auf, sind außerordentlich hoch und besitzen einen basal gelegenen Kern. Die größten Zellen liegen dem Ovar am nächsten, wodurch ein schroffer Gegensatz zum Follikelepithel des Ovars hervorgerufen wird. Um die Tuba legen sich Muskelfasern, und auf diese folgt eine Schicht von Myoblasten.

Die Region der Dotterpforten und Dottertrichter. Die Epithelzellen der Tuba werden caudalwärts immer flacher. An einer gewissen Stelle werden sie anscheinend kernlos, das kommt aber daher, daß von hier ab die Epithelzellen Stempelform annehmen. Die Zellplatte trägt caudalwärts gerichtete spiralige Cilien. Der eigentliche Zellkörper durchsetzt die Basalmembran, welcher die Platte aufliegt. Mit solchem Epithel versehen fand ich den Eidottergang von *Planaria gonocephala*, *Planaria polychroa* und *Dendrocoelum lacteum* (vgl. Fig. 8 und 9). Ijima (84, S. 414) hält bei letzteren die Zellplatte für die ganze Zelle und gibt an, sie besitze Kerne, die sich allerdings gelegentlich infolge einer überaus intensiven Färbung des Zellplasmas nicht erkennen ließen. Ich habe bei jenen drei Arten niemals Kerne in der Platte wahrgenommen, dagegen habe ich häufig gesehen, daß die Platte Ausläufer durch die Basalmembran hindurch in die gleich zu besprechende Schicht der Myoblasten entsendet. Ein Vergleich mit dem Epithel des Pharynx ließ mich erkennen, daß hier die gleichen Verhältnisse vorliegen wie bei beim Pharynx, wo Jander bekanntlich stempelförmige Zellen nachwies. Ähnliche Verhältnisse beobachtete Heim (04) bei der Vagina von *Distomum lanceolatum.* Seine Fig. 14 auf Taf. XXIV könnte fast als eine Abbildung des Eidotterganges der Planarien gelten. Nur bei *Planaria alpina* liegen die Verhältnisse anders; hier bilden kubische, kernführende Zellen den Epithelbelag des Eidotterganges. *Planaria alpina* geht auch, wie Chichkoff (92, S. 529) bereits richtig erkannte, eine Muskulatur des Eidotterganges ab. Eine solche stellt Ijima (84, S. 414) allerdings auch für *Planaria polychroa* und *Dendrocoelum lacteum* in Abrede, was ihm Chichkoff (92, S. 529) bestätigt. Meine Untersuchungen ergaben mir sichere Anhaltspunkte dafür, daß jene drei Planarien eine wohlausgeprägte Muscularis besitzen. Ich unterschied als innerste Lage Ringmuskelzüge, darüber diagonal verlaufende Muskelfasern und außen Längsmuskeln. Eingehüllt wird der ganze Gang in eine dichte Zone von Myoblasten, unter welchen sich auch die ihnen ähnelnden Epithelzellkörper befinden (vgl. Fig. 8 und 9). Die Myoblastenschicht ist als solche von den früheren Beobachtern nicht erkannt worden, vielmehr hält sie IJIMA (84, S. 414) und gleich ihm CHICHKOFF (92, S. 529) für eine zweite — äußere — Epithelschicht. In einer späteren Arbeit ändert IJIMA (87, S. 344) seine Meinung dahin ab, es handle sich um eigenartig angeordnetes Bindegewebe.

Dieser ganze zweite Abschnitt des Eidotterganges wird charakterisiert durch Einrichtungen, welche den Zutritt zum Eidottergang für die Dotterzellen vermitteln. Bei *Planaria alpina* geschieht dies, wie CHICHKOFF (92, S. 529) richtig erkannte, durch kurze Äste, die in wechselnden Zwischenräumen vom Eidottergang abgehen. v. GRAFF (99, S. 147) hat derartige Bildungen, die auch bei den Terricolen vorkommen, als Dottertrichter bezeichnet. KENNEL (79, S. 141) und IJIMA (84, S. 415) fanden, daß bei *Dendrocoelum lacteum* zur Aufnahme der Dotterzellen im Eidottergang, gewöhnlich nach oben gerichtete Öffnungen in ziemlich regelmäßigen Entfernungen vorhanden sind. Ich habe sie außer bei *Dendrocoelum lacteum* auch bei *Planaria polychroa* nachweisen können. Ich möchte diese einfachen Öffnungen zum Unterschied von den als Dottertrichter bezeichneten Seitenästen mit dem Namen »Dotterpforte« belegen. Die Dotterpforten besitzen bei *Planaria gonocephala* meist eine rhombische Form und sind durchschnittlich 117 μ voneinander entfernt.

In Verbindung mit den Trichtern und Pforten stehen Zellen, über deren Bedeutung vielfach gestritten wurde. Entdeckt sind sie zuerst von KENNEL (79, S. 141) bei *Dendrocoelum lacteum.* IJIMA (84, S. 415) fand sie dort wieder und wies ihr Vorhandensein auch bei *Planaria polychroa* nach. Beide sind der Meinung, es handle sich um eine Riesenzelle, die einen Verschluß der Dotterpforte bewirke, die erst verschwunden sein müsse, ehe den Dotterzellen der Zutritt zum Eidottergang frei sei. Ähnliche Zellen, jedoch in Mehrzahl, kommen auch bei den Terricolen in Verbindung mit den Dottertrichtern vor und die Autoren sind allgemein der Ansicht, daß erst, nachdem diese Zellen einer schleimigen Degeneration anheimgefallen seien, die Kommunikation des Dotterstockes mit dem Eidottergang hergestellt sei. Dem gegenüber stellte ich bei *Planaria gonocephala*, *Planaria polychroa* und *Dendrocoelum lacteum* folgende Verhältnisse fest. Es handelt sich um keine einzelne Zelle, sondern um einen Komplex von Zellen, worauf schon die Beobachtung IJIMAS (84, S. 415) hindeutete, daß gelegentlich in der Protoplasmamasse mehrere Kerne angetroffen werden. Meist sind es drei recht große Zellen und daneben einige kleinere, die den Übergang zu den Epithelzellen des Eidotterganges vermitteln. Sie besitzen eine Kolbenform. Der Halsteil ragt in die Dotterpforte hinein, läßt aber hinreichend Platz für passierende Dotterzellen, so daß ich gelegentlich drei Dotterzellen neben den Endteilen jener Zellen in der Dotterpforte angetroffen habe, ein Beweis dafür, daß dieser Zellkomplex die Dotterpforte nicht verschließt. Die Hauptachse einer solchen Zelle fällt nicht in die Sagittalebene, die durch den Eidottergang gelegt wird, sondern bildet mit ihr einen Winkel. Daher kommt es, daß ein Sagittalschnitt immer nur ein Stück der Zelle aufweist, was zu falschen Vorstellungen geführt hat. Erst die ziemlich mühselige Verfolgung der einzelnen Zellpartien durch mehrere Schnitte hindurch, gab mir die gewünschte Aufklärung. Was die Natur der Zellen anbetrifft, so bezeichnet sie Kennel (79, S. 141) als ein »Drüsengebilde sui generis«, und aus der Tafelerklärung Wenigs (01), welcher eine Abbildung der betreffenden Verhältnisse von *Planaria mrazekii* und *Dendrocoelum lacteum* zugrunde liegt, läßt sich entnehmen, daß jener Autor sie ebenfalls für Drüsenzellen anspricht. Ich bin in meiner Ansicht, daß die in Frage stehenden Zellen drüsiger Natur sind, dadurch bestärkt worden, daß ich neben dem gewöhnlich zu beobachtenden Zustande, in dem der Kern buchtig und das Protoplasma von großen Vacuolen durchsetzt ist, — einen Zustand, den ich als das Stadium der Sekretentleerung auffasse (vgl. Schneider [02, Fig. 318]) — hin und wieder Zellen antraf, deren Plasma von intensiv färbbaren Sekretkörnern durchsetzt war, und deren Kern ein gutes Färbevermögen besaß. Dieses Stadium erinnert lebhaft an das von Schneider in bezug auf die Körperdrüsen der Turbellarien abgebildete Stadium der Sekretreife. Ob die einzelne Zelle nach der Sekretentleerung eine Neubildung des Sekrets einleitet, oder ob sie degeneriert, wie verschiedene Autoren behaupten, kann ich mit Sicherheit nicht entscheiden.

Wenn ich mich nun nach der Bedeutung jener Drüsen frage, bin ich geneigt der Ansicht, die v. Graff (99, S. 154) für das Sekret der Dottertrichter von Terricolen ausgesprochen hat, auch für das Sekret der Drüsen bei den von mir untersuchten paludicolen Turbellarien beizutreten und ihm eine chemotaktische Reizwirkung zuzuschreiben, welche die amöboid beweglichen Dotterzellen nach der Stelle hinzukriechen veranlaßt, wo sich die Dotterpforte befindet.

Der Endabschnitt. Während in der vorigen Region der Verlauf der Eidottergänge an der dorsalen Außenseite der Längsnerven ein nahezu paralleler ist, beginnen sie im Endabschnitt medianwärts zu konvergieren und zugleich langsam dorsalwärts anzusteigen. Bei *Planaria alpina* und *Dendrocoelum lacteum* vereinigen sie sich zu einem unpaaren Gange, ehe sie in das Atrium einmünden. Bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa* hingegen bleiben sie getrennt und münden seitwärts, jeder für sich, in die Vagina ein (siehe Fig. 1). Der Endabschnitt besitzt keine Dottertrichter oder Dotterpforten. Histologisch unterscheidet er sich dadurch vom vorigen, daß die Anordnung der Muscularis eine umgekehrte ist, indem im Endabschnitt die Längsmuskulatur die innerste Lage, die Ringmuskulatur dagegen die äußerste einnimmt, ein Verhalten, das v. Graff (99, S. 154) auch bei gewissen Terricolen aufgefunden hat. Interessant sind die Verhältnisse bei *Planaria alpina*; hier tritt, wie ich festzustellen vermochte, im Endabschnitt die Muscularis als Ring- und Längsmuskelschicht auf, während sonst der ganze Eidottergang einer Muscularis entbehrt. Mit den Muskelfasern stellt sich auch eine Zone von Myoblasten ein.

Während bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa* keine Schalendrüsen in den Endabschnitt einmünden, tritt dieser Fall bei *Planaria alpina* und *Dendrocoelum lacteum* auf.

Das Geschlechtsatrium und die Geschlechtsöffnung.

Von dem, beiden Geschlechtsorganen gemeinsamen, Vorraum sondern sich zwei Abschnitte ab, die zugunsten der betreffenden Organe modifiziert sind. Der vordere Abschnitt nimmt den Penis in sich auf und wird als Penisscheide bezeichnet. Sie wird im Zusammenhang mit dem Penis bei den männlichen Geschlechtsorganen besprochen werden. Der andre Abschnitt, nicht bei allen Formen vorhanden, geht senkrecht nach oben und wird am zweckmäßigsten als Vagina bezeichnet. Ich folge damit der Bezeichnung Kennels (79, S. 145), Woodworths (91, S. 36) und Curtis' (98, S. 457 u. 02, S. 544), während die meisten andern Autoren diesen Abschnitt zum Uterusgang rechnen, ihn dann Uterusstiel oder col de l'utérus (Hallez [90, S. 81]) nennen und angeben, die Eidottergänge münden in den Uterusstiel ein. Von anatomischen und histologischen Gesichtspunkten aus rechnet man diesem Abschnitt am besten zum Atrium. Die Vagina ist ziemlich kurz und erscheint auf dem Querschnitt als ein Spalt, dessen Längsachse der Längsrichtung des Körpers gleichgerichtet ist. Vagina und Atrium werden von einem Epithel ausgekleidet, an dem ich deutlich Cilien wahrgenommen habe.

Die Zellen liegen einer feinen Basalmembran auf, ihr Kern nimmt unter Umständen keine Farbe an, in manchen Fällen war er überhaupt nicht zu finden, und es lagen Anzeichen vor, daß in solchen Fällen die Zelle wieder die bekannte Stempelform aufwies. Die Muskulatur der Vagina und des Atriums besteht aus Ringmuskelfasern und Längsmuskelfasern. Bei den Formen, wo die Penisscheide durch eine Ringfalte vom Atrium abgeschlossen wird, tritt an dieser Stelle auch eine schräge Muskulatur auf, z. B. bei *Planaria gonocephala.* Die Ringfalte ist keine völlig geschlossene, sondern besteht bei *Planaria gonocephala* aus einem ventralen und zwei dorsalen Wülsten (vgl. Fig. 3). Außen umlagert die Muskelmasse, wie in allen Fällen, wo man keine Kerne innerhalb derselben antrifft, eine Zone von Myoblasten, deren Stärke direkt der Mächtigkeit der Muskulatur entspricht. Auch hier sind die Myoblasten von den früheren Autoren für besonders modifiziertes Bindegewebe gehalten worden.

Die für die weiblichen wie für die männlichen Geschlechtsorgane gemeinsame Geschlechtsöffnung wird von einer Sphinctermuskulatur umgeben. Vorhanden ist eine Ringmuskulatur und ein deutlich ausgeprägtes System von Radialfasern, die nach allen Seiten ausstrahlen. Eigentümliche Epithelverhältnisse, die an Wendts (88, S. 259) Beobachtungen bei *Gunda ulvae* erinnern, sah ich speziell bei *Planaria gonocephala.* Der Genitalporus wird von Epithelzellen umgeben, die von den Körperepithelzellen in manchen Punkten abweichen. Sie sind kolbenförmig und sitzen mit ihrem Halsteil der Basalmembran auf. Der Kern liegt basal und ist ziemlich groß. In diesen Zellen fehlen die Rhabditen. Die Übergänge von diesen Zellen zu den Körperepithelzellen, sowie dem Epithel des Atriums vollziehen sich allmählich.

Der Uterus und die Schalendrüsen.

Der Uterus besitzt auch bei *Planaria gonocephala* eine sackförmige Gestalt. Umhüllt wird er von einer feinen Basalmembran. Auf dieser sitzen, dem Lumen zugewandt, hohe kolbenförmige Zellen, deren Kerne ausnahmslos basal liegen. Wie bei den übrigen Planarien enthalten diese Zellen auch bei *Planaria gonocephala* zahlreiche Sekretgranulationen, die sich stark tingieren und an Größe dem distalen Ende zu zunehmen. Sie verleihen dem Epithel den Charakter eines Drüsenepithels.

An der hinteren dorsalen Seite des Uterus entspringt auch bei *Planaria gonocephala* der Uterusgang. Er verläuft dicht unterhalb des Hautmuskelschlauchs, nicht genau median, sondern etwas nach der linken Seite verschoben, nach hinten. Bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa* mündet er in die Vagina ein, gemeinsam mit den beiden Eidottergängen (Fig. 1 und 2), während er bei *Planaria alpina* und *Dendrocoelum lacteum*, gesondert von dem unpaaren Endstück der Eidottergänge, direkt mit dem Atrium kommuniziert. Was den histologischen Bau des Uterusganges anbetrifft, so ähnelt er ungemein dem des Eidotterganges. Ich kann mich daher kurz fassen. Auf die cilientragende Epithelzellplatte folgt die Basalmembran, dann kommt eine Längsmuskelschicht und auf diese eine Ringmuskelschicht, welcher außen noch einzelne Bündel von Längsmuskelzügen aufgelagert sind. Die Zone der Myoblasten ist ziemlich stark, namentlich bei *Planaria gonocephala*, die einen stark muskulösen Uterusgang besitzt. KENNEL (79, S. 145) und HALLEZ (90, S. 81) hielten die Myoblasten für Drüsenzellen.

Die Schalendrüsen. Die eingehende Beschreibung dieser Drüsen bei den Polycladen von LANG (84, S. 310 ff.) paßt Wort für Wort in bezug auf die von mir bei den Paludicolen gesehenen Verhältnisse, so daß ich nichts hinzuzufügen habe. Die Zahl der Schalendrüsen ist eine sehr große. Sie liegen zu Seiten der weiblichen Copulationsorgane, vornehmlich aber im Schwanzteil. Wie die Dotterstöcke drängen sie sich dort ein, wo Platz für sie ist. So weit fand ich bei meinen vier Arten keine Unterschiede. Diese betreffen nur den Mündungsbezirk der Schalendrüsen.

Ich fand, daß bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa* die Drüsen in die Vagina und in die Rückwand, sowie die Seitenwände des Atriums einmünden. Bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria alpina* dagegen, wo es zur Bildung eines unpaaren Eidotterganges kommt, ergießen sie ihr Sekret in den unpaaren Teil, sowie die angrenzenden Teile des paarigen Eidotterganges.

Die Funktion der weiblichen Geschlechtsorgane.

Die bei der Begattung in die Vagina bzw. den unpaaren Endabschnitt des Eidotterganges entleerten Spermatozoen wandern, wie ich mich bei *Dendrocoelum lacteum* eingehender überzeugte, den Eidottergang hinauf und sammeln sich in der Tuba an. Hier sind sie schon häufig von früheren Beobachtern gesehen worden (CURTIS [98, S. 456], MRÁZEK [04, S. 11] und MATTIESEN [03, S. 38]; sämtlich bei paludicolen Turbellarien). Eigne Beobachtungen stellten die Anwesenheit von Sperma in der Tuba fest: bei *Planaria alpina* und sämtlichen untersuchten Exemplaren von *Dendrocoelum lacteum*. Wie BERGENDAL (96, S. 72) bei der maricolen Triclade *Uteriporus*, fand ich in der Tuba von *Planaria gonocephala* Sperma sowohl bei Tieren mit reifen Dotterstöcken wie bei solchen, deren Dotterstöcke erst in der Entwicklung begriffen waren. Dies veranlaßt mich zu der Vermutung, daß jenes Sperma, welches bei Tieren mit unreifen Dotterstöcken angetroffen wurde, von der vorhergehenden Geschlechtsperiode zurückgeblieben ist, da eine Copula nur zur Fortpflanzungszeit beobachtet wurde. MATTIESEN (03) hat daher Recht, wenn er der Tuba die Rolle eines Receptaculum seminis zuschreibt.

Da nach den Untersuchungen von MATTIESEN (03) das Ei der Paludicolen den Eierstock im Stadium der ersten Richtungsspindel verläßt, kurz darauf aber das Zusammentreffen des Eies in der Tuba mit Spermatozoen vor sich geht, tut man gut, mit BRESSLAU (04, S. 221 Anm.) eine »Besamung d. h. das Eindringen des Spermatozoons in die Eizelle, von dem eigentlichen Befruchtungsvorgang d. h. der Ausbildung der beiden Geschlechtskerne« zu unterscheiden. Befruchtungsfähig ist das Paludicolenei erst im Atrium, wo, wie MATTIESEN (03) dargetan hat, die definitive Chromatinumlagerung des Eikerns stattfindet.

Was die Kokonbildung anbetrifft, so findet, wie aus den Untersuchungen von HALLEZ (87, S. 15—29), WOODWORTH (91, S. 37), CHICHKOFF (92, S. 526) und CURTIS (02, S. 545) hervorgeht, bei den Arten der Gattung *Planaria* der Anfang der Kokonbildung im Uterus statt. Hier sammeln sich, wie ich bei den von mir untersuchten Arten ebenfalls festgestellt habe, Eier und Dotterzellen an, wobei die von der Mündung nach dem Uterus fortschreitenden peristaltischen Bewegungen des Uterusganges, die SCHMIDT (59, S. 30) an lebenden Exemplaren von *Planaria gonocephala* beobachtete, eine wesentliche Rolle spielen dürften. Wahrscheinlich ist es mir, daß die Drüsenzellen des Uterusepithels ein Sekret liefern, welches eine provisorische Hülle um die ganze Dotterzellen- und Eiermasse herstellt. Diese ist noch sehr weich und dehnbar, so daß der halbfertige Kokon leichter durch antiperistaltische Bewegungen des Uterusganges, die SCHMIDT (59, S. 30) ebenfalls beobachtete, in das Atrium gelangen kann. Hinsichtlich der definitiven Bildung des Kokons schließe ich mich der Meinung von WOODWORTH (91, S. 37), BERGENDAL (92, S. 317) und CHICHKOFF (92, S. 536) an. Sie erfolgt im Atrium bzw. dem Endabschnitt der Penisscheide (MATTIESEN [04, S. 279]), und zwar ist das Sekret, welches die eigentliche Kokonschale liefert, ein

Produkt der Schalendrüsen, von denen ich nachgewiesen habe, daß ihre Mündungen bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa* die ganzen Atrialwände für sich in Anspruch nehmen. Wie die Kokonschalenbildung bei den Formen vor sich geht, wo nicht, wie bei jenen beiden, der Ausmündungsbezirk der Schalendrüsen ein so ausgedehnter ist, sondern sich auf den Endabschnitt des Eidotterganges beschränkt, wie z. B. bei *Planaria alpina*, darüber gibt v. Graff (99, S. 39) bei den Terricolen Auskunft.

Bei den Arten der Gattung *Dendrocoelum* geht die Kokonbildung etwas abgekürzter vor sich. Ijima (84, S. 421), Hallez (90, S. 98) und Chichkoff (92, S. 526) zeigten, daß bei *Dendrocoelum lacteum* die Kokonbildung einzig und allein im Atrium vor sich gehe, bzw. da der Raum nicht ausreicht, den großen Kokon zu fassen, unter Hinzuziehung benachbarter Partien, der Penisscheide und der Mündung des Uterusganges. Ich kann ihre Angaben bestätigen. Da der Uterusgang jetzt andre Funktionen hat, wie bei den *Planaria*-Arten, ist seine Muskulatur weit schwächer entwickelt als bei jenen, wie schon Hallez (90, S. 102) hervorhebt.

B. Die Einflüsse des Hungers.

Im normalen Verlauf des Lebens treten Zerfallserscheinungen nur im Bereich der Dotterstöcke auf, alle übrigen Teile des weiblichen Geschlechtsapparates zeigen keine bemerkenswerten Veränderungen.

Da bei der Kokonbildung nicht sämtliche Zellen des Dotterstockes verbraucht werden, kann man gegen Ende der Geschlechtsperiode noch immer eine ganze Anzahl derselben, locker in den einzelnen Follikeln liegend, antreffen. Das Schicksal dieser Zellen hat bisher gar keine Beachtung gefunden. Wenn sie unversehrt bis zur nächsten Geschlechtsperiode erhalten blieben, müßte man notwendigerweise bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa*, um ein Beispiel herauszugreifen, mitten im Winter reife Dotterzellen antreffen, als Überbleibsel aus der Fortpflanzungszeit, die bei diesen beiden Planarien bekanntlich in den Sommer fällt. Das ist aber nie der Fall. Weder Tiere, die aus dem Freien stammen, noch solche, die im Aquarium gehalten wurden und die zugleich eine bestimmte Gewähr dafür bieten, daß das betreffende Tier bereits einmal geschlechtsreif war, haben im Winter reife Dotterzellen. Es bleibt daher nichts andres übrig als anzunehmen, daß diese Zellen auf irgend eine Weise verschwinden. Wenn sie einfach ausgestoßen würden, würde der Körper einen Verlust an schätzenswertem Nährmaterial erleiden. Wir sehen daher, daß die Dotterzellen an Ort und Stelle einer Nekrobiose anheimfallen und schließlich resorbiert und anderweitig im Stoffwechsel des Tieres verbraucht werden. Dieser Prozeß tritt regelmäßig am Schluß der Fortpflanzungsperiode ein; bevor er nicht abgeschlossen ist, erfolgt keine Neubildung des Dotterstockes. Über die Einzelheiten, die sich beim Zerfall der Dotterzellen abspielen, später.

Es war von vornherein zu erwarten, daß der Dotterstock dasjenige Organ des Planarienkörpers ist, bei dem sich die Folgen des Nahrungsmangels am ersten bemerkbar machen würden. Es ist bereits darauf hingewiesen worden, welche Summen von Fett in den Dotterzellen aufgespeichert werden. Eine aus dem Tierreiche geläufige Erfahrung ist nun die, daß im Fettgewebe dem Tiere ein Nahrungsreservoir allerersten Ranges zu Gebote steht. Nach den uns bekannten Vorgängen mußte man annehmen, daß die Dotterzellen das aufgenommene Fett einfach wieder abgeben, gerade so wie es die Zellen des Corpus adiposum der Wirbeltiere zu tun pflegen. Bei letzterem nehmen bekanntlich die prall mit Fett beladenen Zellen mit gesteigertem Hungerzustande mehr und mehr an Fettgehalt ab; die Fettzellen gehen aber nicht zugrunde, sondern warten gewissermaßen nur auf die Zeit, wo die Ernährungsbedingungen des Tieres wieder günstigere geworden sind, um dann aufs neue die Überschüsse im Stoffwechsel einzuheimsen. Ein derartiger Vorgang tritt jedoch bei hungernden Planarien nicht ein. Vergeblich wartet man auf ein Verschwinden des Fettes aus den Dotterzellen und entdeckt dabei, daß die ganze Zelle entartet und zugrunde geht, ohne einen Tropfen Fett vorher entlassen zu haben.

Im allgemeinen kann man sagen, daß sich dieser Prozeß innerhalb eines Vierteljahres abspielt. Schwankungen in der Zeit sind natürlich vorhanden. Ein Tier, das ein trägeres Temperament hat, stellt weniger hohe Anforderungen an das Reservestoffmaterial, dieses wird daher weniger rasch aufgebraucht, wie bei einem Tiere von lebhafterem Temperament. Ebenso ist es von großem Einfluß, ob ein Tier sich noch kurz vor Eintritt des Hungerzustandes vollgefressen hat. Dann werden natürlich erst diese zuletzt aufgenommenen Nahrungssubstanzen verwertet, ehe sich der Körper dazu entschließt, seine Zellen anzugreifen. Es war daher nicht leicht, geeignete Stadien für die Rückbildung des Dotterstockes zu erlangen, und so schlug ich den Ausweg ein, dieselben mit Hilfe von Regenerationszuständen zu erlangen. Stevens (01, S. 405) hatte nämlich bei *Planaria lugubris* das Verschwinden von Dotterzellen unter dem

Einflusse von Regeneration beobachtet. Wie schon einleitend bemerkt wurde, macht sich im alten Gewebe bei der Regeneration ein Hungerzustand geltend, der um so stärker sein wird, je kleiner der Körperteil ist, dem eine Neubildung der verloren gegangenen Partien obliegt. Die Prozesse des Zerfalls von Dotterzellen werden sich daher rascher abspielen, und somit ist leichter Gelegenheit geboten, sich günstige Stadien zu verschaffen. Aber diese Methode ist noch mit einem weiteren Vorteil verknüpft. Schneidet man nämlich ein Tier in der Mitte quer durch und konserviert eine Hälfte sofort, so ist man in der Lage, genau angeben zu können, auf welchem Reifestadium sich die andre Hälfte befindet, die eine Regeneration des verloren gegangenen Körperteils einzuleiten hat und bei der die Zerfallserscheinungen der Dotterzellen studiert werden sollen; Voraussetzung dabei ist jedoch, daß der Zustand der Dotterzellen im ganzen Körper nahezu der gleiche ist, wovon ich mich aber überzeugt habe. Diese Kontrolle erwies sich als um so angebrachter, als man den Tieren ohne histologische Untersuchung nicht ansehen kann, auf welchem Zustand sich der Dotterstock befindet. Es stellte sich nämlich heraus, daß die Größe des Tieres nicht immer eine absolute Gewähr dafür bietet, daß das betreffende Tier geschlechtsreif ist, weshalb es vorkommen kann, daß zwei gleich große Tiere unter Umständen erhebliche Differenzen im Reifezustand ihrer Dotterzellen aufweisen.

Absolut genaue Daten für die Zeit, bis zu welcher der Zerfall eintritt, lassen sich auch hier nicht angeben. Auch hier sprechen allerlei Nebenumstände mit, u. a. die Temperatur, der Füllungszustand des Darmes und das Temperament des Tieres. Nur um gewisse Anhaltspunkte zu geben, seien folgende Daten angeführt.

Bei *Planaria gonocephala* fand ich nach 7 Tagen einen Beginn des Zerfalls, nach 13 Tagen erreichte er seinen Höhepunkt und nach 21 Tagen waren die gesamten Dotterstöcke bis auf wenige Spuren verschwunden.

Ich wiederholte die Experimente bei *Dendrocoelum lacteum*; dabei ergab sich folgendes. Der Zerfall setzte erst nach 10 Tagen ein und erreichte nach weiteren 7 Tagen eine größere Ausdehnung.

Wenn STEVENS (01) bei *Planaria lugubris* andre Daten erhalten hat, so sind die Differenzen aus dem oben Gesagten erklärlich. Daß aber die Dotterzellen in der Nähe des Wundrandes eher zerfallen, wie die weiter entfernt liegenden, was STEVENS beobachtete, dafür haben mir meine Versuche keinen Anhalt gegeben.

Da sich herausstellte, daß die Rückbildung der Dotterstöcke im normalen Leben wie unter dem Einflusse von Hunger und Regeneration stets in derselben Weise vor sich geht, auch bei *Planaria gonocephala* und *Dendrocoelum lacteum* keine Unterschiede hinsichtlich dieses Prozesses beobachtet wurden, genügt es, den Vorgang an einer Versuchsreihe zu schildern. Die nachfolgenden Angaben beziehen sich auf einen Regenerationsversuch bei *Dendrocoelum lacteum*, dem auch die beigefügten Abbildungen entlehnt sind.

Vergegenwärtigt man sich noch einmal kurz zuvor den Bau einer normalen Dotterzelle, so ergibt sich, daß neben dem Kern zwei Arten von Einschlüssen im granulierten Plasma angetroffen werden, nämlich die Dotterkugeln und die Fetttropfen.

Das erste Anzeichen für eine beginnende Nekrobiose der Dotterzelle ist das Verquellen der Dotterkugeln und das Bestreben derselben, miteinander zu verschmelzen. Bisweilen kann man es so günstig treffen, daß gerade ein Stadium fixiert wurde, wo einige Dotterkugeln im Begriff sind, miteinander zu verschmelzen und in diesem Zustande ein bizarres Gebilde innerhalb der Zelle herstellen. Ein solches Stadium ist in Abbildung 6 wiedergegeben worden.

Fast gleichzeitig beginnt das Plasma homogen zu werden, was darauf hindeutet, daß ein Verflüssigungsprozeß eingetreten ist.

Der Kern entzieht sich schon sehr früh der Beobachtung. Bis dahin war er noch deutlich sichtbar, namentlich die Kernmembran trat bei Anwendung von Methylgrünfärbung recht scharf hervor. Aber mit einem Male ist er verschwunden. Die Zelle enthält dann neben dem Fett nur noch homogene Kügelchen, und es macht sich jetzt der Übelstand recht deutlich bemerkbar, daß Kern und Dotterkugeln sich den Farbstoffen gegenüber gleich verhalten. Da sich für einen Zerfall des Kerns keine Belege beibringen ließen, muß man demnach vermuten, daß der Kern sich außerordentlich rasch zu einer homogenen Masse verflüssigt, die sich färberisch von den homogenen Dotterkugeln nicht unterscheiden läßt.

Je weiter der Zersetzungsprozeß fortschreitet, desto mehr Dotterkugeln verflüssigen sich. Diese verflüssigte Masse hat das Bestreben, sich mit dem ebenfalls verflüssigten Plasma zu vermischen. Nachdem die Zellgrenze verloren gegangen ist, rundet sich die Masse zu einer Kugel ab. Dieser große Tropfen, bestehend aus einem Gemisch von verflüssigten Dotterkugeln, Plasma und Kern, enthält die Fetttropfen eingeschlossen (siehe Fig. 7). An diesen ist keine Veränderung vor sich gegangen.

Die völlig desorganisierte Zelle wird nun mechanisch bei etwa stattfindenden Kontraktionen der Muskulatur gelegentlich des Umherkriechens in kleinere Tröpfchen zerlegt, die man hin und wieder in einer ganzen Reihe nebeneinander antrifft. Diese Tröpfchen werden schließlich resorbiert.

Eine Phagocytose habe ich nicht bemerkt, ebensowenig eine Aufnahme von Dotterzellpartikeln in die Darmzellen, wie es STEVENS (01, S. 405) von *Planaria lugubris* beschreibt. Bei den von mir untersuchten Arten kommen keine eosinophilen Wanderzellen oder Leucocyten vor.

Bemerken möchte ich noch, daß die Nekrobiose der Dotterzellen nicht bei allen Zellen gleichzeitig eintritt, vielmehr lassen sich in einem Follikel neben ganz zerfallenen Zellen oft noch unversehrte nachweisen.

Während der Dotterstock bei seiner Entwicklung das Parenchym zurückdrängt, sehen wir, wie es sich nach dem Verschwinden desselben wieder ausdehnt und schließlich den Platz ausfüllt, den jener zuvor innehatte.

Erfolgte die Rückbildung der Dotterstöcke zu einer Zeit, wo noch embryonale Zellen am Rande des Follikels vorhanden waren, so blieben diese vom Untergange verschont. Sie geraten in das Parenchym und lassen sich dort nicht mehr von den Stammzellen unterscheiden.

Es ist leicht erklärlich, daß die Kokons hungernder Planarien eine geringere Größe als die normaler Tiere besitzen[1]. Da wir erfahren haben, daß im Fall der Not die Dotterstöcke angegriffen werden, kann das Tier den Eiern nicht mehr so viel Dottermaterial mitgeben, da es dasselbe für die Erhaltung seines eignen Lebens nötig hat. Die nachfolgende Tabelle läßt erkennen, wie die Größe der Kokons immer kleiner wurde, je länger das Tier fastete.

Planaria gonocephala.

Tiere hungerten seit 15. 7. 03. Kokons gefütterter Tiere besaßen durchschnittlich gut $2^1/_2$ mm Durchmesser.

Datum	Größe	Datum	Größe
29. 7. 03 bis 3. 8. 03	$2^1/_4$—$2^1/_2$ mm	17. 8. 03	2—$2^1/_4$ mm
	$2^1/_4$—$2^1/_2$ mm	18. 8. 03	$2^1/_4$ mm
	$2^1/_4$—$2^1/_2$ mm	24. 8. 03	$1^3/_4$—2 mm

---

[1] VOIGT (94, S. 156) hat bereits den Einfluß der Ernährung auf die Kokonbildung bei *Planaria alpina* zahlenmäßig belegt.

Planaria alpina.

Tiere hungerten seit 15. 3. 03.

Datum	Größe
Anfang April	$1^1/_2$ mm
Anfang Mai	$1^1/_4$ mm
Anfang Juni	1 mm

Während sich normalerweise die Rückbildungsprozesse bei *Planaria gonocephala* auf einen Zerfall der im Dotterstocke zurückgebliebenen Dotterzellen beschränken, erfahren wir durch Curtis (02, S. 546—550), daß bei *Planaria maculata* nach der Fortpflanzungszeit sämtliche Geschlechtsorgane bis auf das Ovar zurückgebildet werden. Hier liegen aber die Verhältnisse insofern anders, als bei *Planaria maculata* eine Periode geschlechtlicher Fortpflanzung mit einer Periode ungeschlechtlicher Vermehrung durch Querteilung cyklisch abwechselt.

Als Folgen von Regenerationsprozessen beobachtete Thacher (02, S. 640), ebenfalls bei *Planaria maculata*, den Zerfall der Atrialorgane und das Verschwinden der äußeren Geschlechtsöffnung.

Es gelang mir festzustellen, daß sich dieselben Erscheinungen beim unversehrten Tier durch den Hunger erreichen lassen. Ich werde mich an dieser Stelle damit begnügen, die Vorgänge in ihrem Gesamtverlauf zu schildern, während ich die histologischen Einzelheiten, welche mit dem Zerfall der Muskulatur verknüpft sind, bei der Degeneration des Penis darstellen will, wo man die degenerierenden Elemente in größerer Menge beieinander antrifft.

Erheblich später als der Zerfall der Dotterstöcke setzt die Nekrobiose der Ausfuhrwege für die weiblichen Geschlechtsprodukte, sowie die des Uterus ein. Bei *Planaria gonocephala* machten sich diese Erscheinungen etwa im 6. Monat bemerkbar, bei *Planaria alpina* bereits etwas früher. Eidottergang und Uterusgang werden in ihrem Verlaufe nur noch als Züge von Muskelfasern vorgezeichnet. Die einstmals regelmäßige Anordnung der Muskelschichten ist gestört. Am längsten bleibt der vorderste Teil des Eidotterganges bestehen, derselbe, welcher im Verlaufe der Entwicklung zuerst gebildet wird. Die Genitalhöhle schrumpft mehr und mehr zusammen, die Muskulatur löst sich in wirre Muskelhaufen auf. Nach $^3/_4$ Jahren ist die Genitalhöhle verschwunden. Was den Genitalporus betrifft, so steht er im 7. Monat mit der Genitalhöhle nicht mehr in Kommunikation (siehe Fig. 12). Nur eine kleine spaltförmige Einbuchtung an der Ventralseite des Körpers läßt erkennen, daß hier einst die

Geschlechtsöffnung bestand. Später geht auch die Einbuchtung verloren. Übrigens kann man dies auch ohne mikroskopische Untersuchung feststellen. Am normalen Tier hebt sich die Genitalöffnung (wie auch der Mund) als rundes weißliches Fleckchen von der dunkleren Unterseite des Tieres ab. Bei hochgradig gesteigerten Hungerzuständen beobachtete ich das Verschwinden dieses Fleckchens, etwa um den 9. Monat herum, und eine Nachuntersuchung bestätigte jedesmal, daß der Genitalporus nicht mehr bestand. Solche äußerlich bemerkbaren Erscheinungen sind für den Untersucher insofern ein willkommener Fingerzeig, als sie ihm die Mittel an die Hand geben, geeignete Rückbildungsstadien für die Geschlechtsorgane konservieren zu können. Hinsichtlich der Hilfsorgane konnte ich folgendes beobachten. Der Uterus bleibt als kleine Höhle, nach der Degeneration des Uterusganges ohne Konnex mit der Genitalhöhle, noch eine Weile bestehen (vgl. Fig. 12). Sein Lumen schwindet mehr und mehr. Nach $^3/_4$ Jahren ist der Uterus ebenfalls verschwunden. Innerhalb seiner Epithelzellen scheint, wie auch bei den Schalendrüsen, eine Verflüssigung der Sekretgranula einzutreten. Sie erscheinen vollständig homogen und färben sich mit Orange G außerordentlich intensiv, jedoch in anderm Farbenton als im normalen Zustand. Außerordentlich langen Widerstand gegen den drohenden Untergang leistet das Ovar. Unter ständiger Abnahme seiner Zellenzahl und Zellengröße verschwindet es, fast gleichzeitig mit den Hoden, erst kurz vor dem Hungertode.

2. Abschnitt.

Die männlichen Geschlechtsorgane.

A. Histologie und Anatomie des normalen Tieres.

Allgemeine Organisationsverhältnisse.

Die Hoden, meist in größerer Anzahl vorhanden, entleeren ihre Produkte direkt oder mittels feiner Samenkapillaren (Vasa efferentia) in zwei der Längsrichtung des Körpers folgende Hauptsamenleiter (Vasa deferentia). Die Vasa deferentia münden, getrennt oder kurz zuvor vereinigt, bei den meisten Formen in einen mehr oder minder großen Hohlraum, welcher als Samenblase anzusprechen ist. Aus der Samenblase befördert der Ductus ejaculatorius die Geschlechtsprodukte nach außen. Letzterer durchzieht einen konischen, muskulösen Zapfen, den Penis, welcher in eine

Kammer des Geschlechtsatriums hineinragt, die als Penisscheide bezeichnet zu werden pflegt.

Die Hoden.

Nach Ijima (87, S. 348) erstrecken sich die Hoden von *Planaria gonocephala* gleich denen von *Planaria polychroa*, mehrreihig, dicht hinter den Ovarien beginnend, bis in das Schwanzende. Bei beiden Formen ist die Lagerung eine ausgesprochen dorsale. Bei *Dendrocoelum lacteum* liegen die Hoden sowohl dorsal wie ventral, während *Planaria alpina*, wie Ijima (87, S. 348) und Chichkoff (92, S. 515) übereinstimmend beschreiben, nur ventral gelagerte Hoden besitzt. Hier erfährt ihre Zahl dadurch eine bedeutende Verminderung, daß ihre Verbreitung sich auf die Seiten des Vorderdarmes beschränkt.

Die Form der Hoden ist bei allen Formen meist eine ellipsoide, seltener eine kugelige.

Äußerlich sind die Hoden von einer bindegewebigen, feinen Basalmembran umgeben. Chichkoff (92, S. 516) und v. Graff (99, S. 160) wiesen das Vorhandensein einer zelligen Hülle nach, welche der Basalmembran innen anliegt. Nach v. Graff (99, S. 160) hat diese nichts zu tun mit der Reproduktion von Spermatozoen. Letztere werden vielmehr von den eigentlichen Hodenzellen, den Spermatogonien erzeugt, welche anfänglich den ganzen Innenraum der Hoden ausfüllen. Der Teilungsprozeß der Spermatogonien beginnt immer bei den zentral gelegenen Zellen und greift dann auf die nach außen folgenden über. Nur die Spermatogonienschicht, welche der Hüllschicht unmittelbar anliegt, erfährt keine Veränderungen, von ihr geht die Rekonstruktion des Hodens aus. Durch die Spermatozoenbildung entsteht eine zentrale Höhlung, in welcher zu gewissen Zeiten alle möglichen Übergangsformen von den Spermatocyten an bis zu den reifen Spermatozoen anzutreffen sind.

Die Samenkapillaren.

Nur wo einzelne Hoden in unmittelbarer Nähe des Vas deferens gelegen sind, z. B. bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria alpina*, besteht eine direkte Kommunikation mit dem letzteren. In allen andern Fällen erfolgt sie, wie alle neueren Autoren nachgewiesen haben, mittels feiner Kanälchen. Diese Kanälchen sind außerordentlich fein und nur dann gut zu sehen, wenn sie mit Spermatozoen erfüllt sind. Ihr Epithel ist eine direkte Fortsetzung der Hodenhüllschicht. Es erscheint mir wenig zweifelhaft, daß dort, wo viele Hoden vorkommen, ähnliche Verhältnisse auftreten, wie sie v. Graff (99, S. 161) bei den Terricolen vorfand, nämlich das Zusammenfließen mehrerer Samenkapillaren zu einem Sammelgefäß. Erst diese Vasa intermedia setzen die Hoden mit den Hauptsamenleitern in Verbindung. Ich habe wiederholt bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa* ziemlich kräftige Seitenäste vom Vas deferens entspringen sehen; sie sind weniger zahlreich als die Hoden, und es ist daher wohl die Annahme gerechtfertigt, sie als Sammelgefäße anzusprechen. Sie stoßen nicht rechtwinklig zum Vas deferens, sondern immer unter einem ziemlich spitzen Winkel. Es ist daher sehr schwer, sie auf weitere Strecken zu verfolgen.

Die Hauptsamenleiter.

Die Vasa deferentia sind zwei lange Kanäle, welche die neueren Autoren (Chichkoff [92, S. 517], Curtis [02, S. 544]) bis in die vorderste Körperregion verfolgen konnten. Bei den von mir untersuchten Arten habe ich sie regelmäßig noch in der Gegend des Ovars angetroffen. Ausgekleidet sind die Samenleiter von einem feinen Epithel, das direkt in das Epithel der Sammelgefäße und Samenkapillaren übergeht. Das Lumen des Vas deferens nimmt von der Gegend der Mitte des Pharynx bis zur Peniswurzel stetig zu. Der Verlauf des Ganges, welcher außerhalb der Längsnerven stattfindet, ist kein gerade gestreckter, sondern erfolgt in mäßigen, aber zahlreichen Windungen. Die Erweiterung des hinteren Abschnittes wird durch die Spermatozoen veranlaßt, die sich hier in enormen Mengen ansammeln. Dabei erfährt das Epithel eine starke Ausdehnung, die Zellen werden außerordentlich flach, nur die Stelle, wo der Kern liegt, buchtet sich aus, wie ich gelegentlich deutlich beobachten konnte. In bezug auf den weiteren Verlauf liegen für *Planaria polychroa*, *Planaria alpina* und *Dendrocoelum lacteum* genauere Beschreibungen vor, bei *Planaria gonocephala*, für die eine solche Beschreibung noch nicht existiert, fand ich folgende Verhältnisse. An der Wurzel des Penis biegen die Vasa deferentia plötzlich rechtwinklig medianwärts um (vgl. Fig. 1 u. 2). Auf dieser letzten Strecke ist der Gang ziemlich eng und besitzt eine Ringmuskulatur, während dem übrigen Vas deferens eine Eigenmuskulatur fehlt.

Der Penis.

Ijima (84, S. 408) unterscheidet am Penis von *Planaria polychroa* drei Abschnitte: 1) einen basalen Teil mit einer kleinen Höhle,

2) einen mittleren knolligen Teil, wo der Penis seine größte Stärke erreicht und der Ductus ejaculatorius eine kleine Erweiterung bildet, und 3) den freien Teil. Nach Ijima (87, S. 347) ist der Bau des Penis von *Planaria gonocephala* im wesentlichen der gleiche. Was die anatomischen Verhältnisse betrifft, so stimmen in der Tat beide im großen und ganzen überein, weniger trifft dies jedoch in bezug auf die Histologie zu. Die Verschiedenheiten werden vornehmlich dadurch hervorgerufen, daß der Penis von *Planaria polychroa* weitaus muskulöser gebaut ist als der von *Planaria gonocephala*, und daß, als Kompens für den Mangel einer stark muskulösen Penisscheide, bei *Planaria polychroa* Veränderungen in den histologischen Bauverhältnissen aufgetreten sind, die bei *Planaria gonocephala* fehlen. Was die Schilderung Ijimas (84, S. 408) vom Penis der *Planaria polychroa* betrifft, so habe ich nichts Neues hinzuzufügen.

Bei *Planaria gonocephala* stellte ich folgende Verhältnisse fest (siehe Fig. 1 u. 2). Die Vasa deferentia münden getrennt seitwärts in eine ziemlich geräumige Höhlung, welche vor dem eigentlichen Penis gelegen ist. Die Innenauskleidung geschieht durch ein einfaches kubisches Epithel. Außen wird der Hohlraum von einer Muskulatur umhüllt, deren Fasern in allen Richtungen verlaufen, etwa wie die Fäden eines Garnknäuels. Nach meiner Ansicht dient dieser Raum als Samenblase. Von ihr führt, wie ich beobachtete, ein feiner Kanal ventralwärts und mündet auf einem konischen Zapfen aus, der in eine Erweiterung des Ductus ejaculatorius hineinragt, welche im eigentlichen basalen Teil des Penis gelegen ist. Die starke Muskulatur der Samenblase zusammengenommen mit jenem konischen Vorsprunge erweckten bei Schmidt (59, S. 29), welcher seine Untersuchungen an Quetschpräparaten ausführte, die Vorstellung, als rage ein zweites penisartiges Organ in den Penis hinein, wie dies auch seine Zeichnung (Taf. IV, Fig. 4) deutlich zum Ausdruck bringt. Der basale Teil des Penis wird, im Gegensatz zum Penis von *Planaria polychroa*, nur aus weniger verflochtenen Muskelfasern gebildet. Von diesen rührt ein großer Teil von Muskelzügen her, die von der Samenblase aus herüberstreichen, hauptsächlich aber von den Muskelfasern, die von der Penisscheide aus in den Penis umbiegen.

Der eigentliche Penis hat die Form eines länglichen Kegels und wird von dem Ductus ejaculatorius durchzogen. Der histologische Bau des Penis ähnelt ungemein dem Bau des Pharynx. In bezug auf die einzelnen, den Penis zusammensetzenden Schichten bin ich, infolge der früher erwähnten Beobachtungen am Epithel und der

Muskulatur, zu Resultaten gelangt, die in wesentlichen Punkten von den Beobachtungen andrer Autoren abweichen. Wir treffen von außen nach innen fortschreitend auf folgende Schichten: Epithel, Basalmembran, äußere Ringmuskulatur, äußere Längsmuskulatur, Schicht der Myoblasten, Parenchym, durchzogen von radialen Muskelfasern und längsverlaufenden Drüsengängen, Schicht der Myoblasten, innere Längsmuskulatur, innere Ringmuskulatur, Basalmembran und Epithel. Während ich bei dem Epithel, das den Ductus ejaculatorius auskleidet, immer deutlich Kerne nachweisen konnte, habe ich dies jedoch nicht immer bei der äußeren Bedeckung vermocht. Das äußere Epithel ist ein Wimperepithel, und es hat mir an einigen Stellen den Anschein gemacht, als stimme die Epithelbedeckung mit den von Jander (96) beim Tricladenpharynx geschilderten Verhältnissen überein. An manchen Stellen wiederum hatte offenbar der Kern keine Farbe angenommen, eine Eigentümlichkeit, die auch schon andern Autoren in bezug auf Turbellarienepithelien aufgefallen ist, für die aber bis jetzt noch jede Erklärung fehlt.

Dieselben Bauverhältnisse besitzt auch der Penis von *Planaria alpina*. Kennel (87, S. 461) und Chichkoff (92, S. 525) sprechen ihm bekanntlich die Längsmuskulatur ab. Allein schon Ijima (87, S. 347) beschrieb spärliche Längsmuskelfasern. Ihre Auffindung ist eine ziemlich schwierige, denn der Penis ist bei dieser Art an und für sich ziemlich wenig muskulös und die Zahl der Längsmuskelfasern ist eine sehr beschränkte. Sodann kann man sie nur schwer von den Drüsengängen unterscheiden, die den Penis in seiner ganzen Länge durchziehen; bei geeigneten Doppelfärbungen gelang es mir meist auch hier, Muskelfasern und Drüsengänge färberisch zu unterscheiden. Ijima (87, S. 347) hat bereits erwähnt, daß der Penisgang von *Planaria alpina* nirgends Anschwellungen aufzuweisen hat. Der Mangel einer Samenblase wird dadurch ausgeglichen, daß die Vasa deferentia in ihren Endabschnitten starke muskulöse Wandungen besitzen.

Die Penisscheide.

Das Geschlechtsatrium besitzt einen vorderen Abschnitt, der speziell zur Aufnahme des Penis dient und allgemein mit dem Namen Penisscheide belegt wird. Der Penis ist an ihrem vorderen Ende befestigt und erfüllt fast den ganzen Raum; bei manchen Formen, z. B. *Planaria polychroa*, genügt selbst dieser nicht und der Penis nimmt daher auch noch Teile des gemeinsamen Atriums in Anspruch.

Über die Auskleidung mit Epithel kann ich bei *Planaria gonocephala* und *Planaria polychroa* dasselbe sagen, wie über die äußere Bedeckung des Penis. Selten habe ich Kerne gesehen, aber wohl nicht immer lag dies an dem Umstand, daß sie keine Kernfarbe aufgenommen hatten. Das Epithel ruht auf einer feinen Basalmembran. Darauf folgt bei *Planaria gonocephala* eine kräftige Scheidenmuskulatur. Die innere Lage wird, wie ich feststellte, von der Ringmuskulatur eingenommen, die äußere von der Längsmuskulatur. Da ich innerhalb der beiden Muskelsysteme nie Kerne gesehen habe, kann ich mich der Annahme nicht verschließen, daß die zahlreich um die Muskelmassen angehäuften, mehr oder minder birnenförmigen Zellen als Myoblasten anzusprechen sind. Auch bei *Planaria polychroa* sind die Wände der Penisscheide mit Muskulatur versehen, die jedoch viel schwächer entwickelt ist als bei *Planaria gonocephala*.

Aufgefallen sind allen Untersuchern die Verhältnisse bei *Planaria alpina*. An Stelle der Ringmuskulatur findet man feines fibrilläres Gewebe, und die Längsmuskulatur, außerordentlich kräftig entwickelt, zeigt auf Querschnitten eine Anordnung in radiär gestellte Lamellen, wozu sich, wie ich erwähnen möchte, schwache Andeutungen auch bei *Planaria gonocephala* erkennen lassen. Diese Lamellen hielt CHICHKOFF (92, S. 523) für Chitinplatten, allein schon IJIMA (87, S. 346) und KENNEL (87, S. 461) war bekannt, daß sich jede halbmondförmige Lamelle aus bogenförmigen Längsmuskelfasern aufbaut. Dieser Ansicht hat sich CHICHKOFF (03) für *Phagocata cornuta* angeschlossen, einer polypharyngealen Süßwassertriclade, deren Copulationsorgane bis in die histologischen Einzelheiten nach ihm mit *Planaria alpina* übereinstimmen[1]. Um die ganze Penisscheide, die das Aussehen eines ellipsoiden Körpers hat und sich in toto leicht herauspräparieren läßt, liegt eine dichte Zone zahlreicher, mehr oder minder birnenförmiger Zellen mit deutlichen großen Kernen. Über die Bedeutung dieser Zellen hat man sich gestritten. IJIMA (87, S. 344) spricht sie als Bindegewebszellen an und KENNEL (87, S. 461), der das gleiche tut, sucht ihre Bedeutung damit zu erklären, »daß es eine besondere Art von Bindegewebe ist, die den starken Penisbeutel mit dem umliegenden Gewebe vereinigt«. CHICHKOFF (92, S. 523) hält sie für Drüsenzellen, deren Produkt die chitinösen Lamellen sein sollten. MRÁZEK (04, S. 7) meint bei *Planaria montenegrina*, es seien Drüsenzellen, deren Ausführungsgänge sich zwischen den Muskellamellen zur Innenfläche der Penisscheide erstrecken. Auffallen muß, daß sowohl in der inneren fibrillären Schicht, wie auch in den Muskelplatten, nirgends Kerne zu sehen sind. Verschwunden können sie nicht sein, denn eine Muskelfaser, die noch am Leben ist und funktionieren soll, kann nicht gut kernlos sein. Da wir nun aber wissen, daß bei den Tricladen der Myoblast unter Umständen von der kontraktilen Faser weit abrückt, liegt der Gedanke nahe, in diesen birnenförmigen Zellen nichts weiter zu erblicken als die Myoblasten jener anscheinend kernlosen Muskelmassen. An geeigneten Stellen konnte ich in der Tat beobachten, wie der Ausläufer einer solchen Zelle an eine Muskelfaser herantritt, namentlich auf Sagittalschnitten erhält man unter Umständen recht anschauliche Bilder, die das Eindringen der Myoblastenausläufer in die Muskelplatten deutlich vor Augen führen. Abbildung 10 möge die Verhältnisse erläutern. Ich habe den Versuch gemacht, mit Hilfe verschiedener Isolierungsflüssigkeiten[1] die Muskelplatten in ihre einzelnen Elemente zu zerlegen. Das Resultat war insofern ein negatives, als es mir nicht gelang, eine Muskelfaser unversehrt im Zusammenhang mit ihrem Myoblasten zu isolieren. Wohl sah ich häufig feine Fortsätze von den Muskelfasern entspringen, allein der eigentliche Myoblast war abgerissen. Bei diesen Versuchen machte ich auch die Beobachtung, daß die Längsmuskelfasern sich in feine Fibrillen aufteilen. Mit Hilfe derselben verflechten sich die Muskelfasern und ganzen Muskelplatten an der Peniswurzel.

---

[1] MRÁZEK (04) beschreibt vermutlich dasselbe Tier als *Planaria montenigrina*.

Recht unklar ist mir die Beschaffenheit der sog. fibrillären Schicht geblieben. MRÁZEK (04, S. 7) erwähnt bei *Planaria montenigrina*, daß sie ursprünglich aus Ringmuskulatur bestehe, später aber gar keinen muskulösen Charakter mehr besitze und sich auch färberisch nicht mehr als Muskulatur zu erkennen gebe. Als ich versuchte, mir bei *Planaria alpina* mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte Aufklärung zu verschaffen, fand ich auf ziemlich frühen Stadien deutliche Ringmuskelfasern, die sich durch nichts von den Längsmuskelfasern unterschieden, sich auch deutlich als Muskeln färbten. Später sah ich nur noch die feinen Fibrillen. Ein Übergangsstadium konnte ich leider nicht auffinden, obwohl ich eine ganze Reihe junger Tiere daraufhin untersucht habe. Bei den Färbemethoden[2], die ich zur Anwendung brachte, um Muskulatur und Bndegewebe zu differenzieren, nahm diese Schicht stets die Bindegewebsfärbung an, während die Längsmuskulatur immer deutliche Muskelfärbung aufwies. In Isolationspräparaten fand ich feine Fibrillen, ziemlich kurz und meist etwas gewellt. Kerne habe ich niemals in dieser Schicht wahrgenommen, wohl aber gesehen, daß auch in diese Schicht die Myoblasten ihre Ausläufer hineinsenden.

---

[1] Die besten Ergebnisse erhielt ich mit stark verdünnter Kaliumbichromatlösung.

[2] Orange G-Hämatoxylin, VAN GIESON-Färbung und deren Abänderung durch BLOCHMANN.

Für sich allein betrachtet bietet der männliche Begattungsapparat von *Planaria alpina* dem Beobachter manches Eigentümliche; vergleicht man ihn aber mit dem andrer Planariden, so lassen sich leicht gemeinsame Züge feststellen, die um so vollkommener übereinstimmen, je weniger entwickelt der ganze Apparat ist. Schon MRÁZEK (04, S. 8) hat bei *Planaria montenigrina* darauf hingewiesen, daß das Verhältnis zwischen Penis und Penisscheide bei fortschreitender Entwicklung sich in der Weise verschiebt, daß im jungen Tier der Penis voluminöser angelegt wird als die Scheidenmuskulatur, während beim Älterwerden des Tieres letztere bei weitem überwiegt. Dieselbe Beobachtung habe ich bei *Planaria alpina* gemacht. Vergleicht man den Penis von *Planaria alpina* und *Planaria gonocephala* auf frühen Entwicklungsstadien, so wird man die Bemerkung machen, daß keine Unterschiede zwischen beiden zutage treten. Hier wie dort wird ein nahezu gleich mächtiger Penis angelegt, die Scheidenmuskulatur weist bei beiden eine deutliche Ringmuskel- und Längsmuskellage auf. Bei *Planaria alpina* zeigen sich nur ganz schwache Hinweise auf einen späteren bogenförmigen Verlauf der Längsmuskelfasern und ihre Ausordnung zu Muskelplatten. Erst bei fortschreitender Differenzierung treten Unterschiede auf. Der Penis von *Planaria gonocephala* entwickelt sich kräftiger als der von *Planaria alpina*, wohingegen bei letzterer die Längsmuskulatur der Scheide sich zu größerer Mächtigkeit entfaltet, während sie bei *Planaria gonocephala* eine Verstärkung nur innerhalb bescheidener Grenzen erfährt.

Zieht man zum Vergleich den völlig entwickelten männlichen Begattungsapparat von *Planaria polychroa* hinzu, so ergibt sich folgendes. *Planaria polychroa* besitzt einen überaus kräftigen Penis, dagegen eine fast verschwindende Scheidenmuskulatur, umgekehrt *Planaria alpina*; hier ist die Penisscheide außerordentlich muskulös, dagegen der Penis nur sehr schwach. In der Mitte etwa zwischen beiden Formen steht *Planaria gonocephala*, deren Penis- und Scheidenmuskulatur sich ungefähr die Wage hält.

Funktionell wirken beide Muskulaturen zusammen und es leuchtet ein, wie bei allen drei Formen ungefähr die gleiche Wirkung erzielt werden muß. Bei *Planaria polychroa* genügt bereits die Muskulatur des Penis, denselben hinreichend weit hervorzustrecken. Bei *Planaria alpina* hat Kennel (87, S. 462) bereits auf die hervorragende Rolle hingewiesen, welche die Längsmuskulatur der Scheidenwand bei der Begattung spielt. Durch starke Kontraktionen derselben wird die Basis des Penis schon so weit nach hinten geschoben, daß die Spitze des Penis schon aus der Geschlechtsöffnung hervorragt, das übrige muß nun der Penis selbst tun. Nur in einem Punkte vermag ich Kennel nicht ganz zuzustimmen. Er hatte nämlich die spärliche Längsmuskulatur des Penis nicht aufgefunden und meinte daher, dem Penis ginge die Fähigkeit verloren, sich zu biegen. Bei *Planaria gonocephala* beteiligen sich Längsmuskulatur der Scheide und Penismuskulatur zu ungefähr gleichen Teilen an dem Hervorstrecken des Penis.

Mrázek (04, S. 9) denkt sich bei *Planaria montenigrina* den Vorgang anders als Kennel bei *Planaria alpina*. Er fand dort die Penisscheide samt ihrer Myoblastenschicht immer durch einen Spaltraum von dem umliegenden Körpergewebe getrennt und, gestützt auf eine Mitteilung Vejdovskýs, nach der dies auch am lebenden Tier von *Planaria alpina* der Fall sein soll, meint Mrázek, der ganze Bulbus werde bei der Begattung vorgestülpt. Nun habe ich aber von einem derartigen Spaltraum bei einem lebenden Tier von *Planaria alpina* nie etwas gesehen, und möchte daher glauben, daß die Losreißung der Scheidenmuskulatur, wie auch ich sie häufig in meinen Präparaten zu Gesicht bekam, doch ein Kunstprodukt sei, wie Mrázek auch anfangs selbst angenommen hatte. So vollständig gleichmäßig erfolgt die Abtötung der einzelnen Zellen doch nie, namentlich nicht, wenn eine so starke Muskelmasse von der Konservierungsflüssigkeit durchdrungen werden muß, wie sie von der Scheidenmuskulatur der *Planaria alpina* repräsentiert wird. Übrigens habe ich fast die gleichen Bilder ausnahmsweise auch bei *Planaria polychroa* gesehen, wo sich der mittlere stark muskulöse Knollenteil partiell vom umgebenden Parenchym losgerissen hatte. Hier ist der Gedanke ausgeschlossen, daß dies auch im Leben der Fall sei und irgendwie mit dem Begattungsgeschäft im Zusammenhang stehe.

B. Einflüsse des Hungers.

Im normalen Verlauf des Lebens werden nur die Hoden von Veränderungen betroffen. Die Spermatogonien werden bis auf die

Wandschicht zur Produktion von Spermatozoen verbraucht. Trifft man es günstig, so kann man sehen, wie diese Schicht einen leeren Raum umschließt; die Spermatozoen, die ursprünglich in demselben gelegen hatten, sind ausgetreten und erfüllen das Vas deferens. Chichkoff (92, S. 522) und Curtis (98, S. 448) haben bereits den zurückbleibenden Zellen die Rolle eines Mutterbodens für die Rekonstruktion des Hodens zugeschrieben. Diese Zellen, die nichts andres sind als die Spermatogonien, erfüllen den Raum von neuem und dann wiederholt sich der Bildungsprozeß der Spermatozoen in alter Weise, im Zentrum der ursprünglich kompakten Zellmasse beginnend. Die Entwicklung der Spermatozoen eilt, wie aus der Tabelle in einem der früheren Kapitel ersichtlich ist, der Reifung der weiblichen Geschlechtsprodukte voraus; es besteht demnach ein protandrischer Hermaphroditismus bei den Planarien.

Während Curtis (02, S. 548 und 549) bei der schon mehrfach zitierten *Planaria maculata* eine normalerweise nach der Beendigung der Fortpflanzungsperiode einsetzende Rückbildung der männlichen Geschlechtsorgane feststellte, indem er der Reihe nach das Verschwinden der Hoden, Vasa deferentia und schließlich auch des Penis beobachtete, erfahren normalerweise bei den von mir untersuchten Arten die übrigen Organe des männlichen Geschlechtsapparats keine Veränderungen. Dagegen gelingt es, durch Hunger eine vollständige Rückbildung derselben herbeizuführen. Nachdem der Dotterstock mit seinen nahrungsreichen Zerfallsprodukten den Hungertod für einige Zeit hinausgeschoben hat, wird eine neue Frist dadurch gewonnen, daß auch die übrigen Geschlechtsorgane, in erster Linie der Penis, geopfert werden.

Was zunächst *Planaria gonocephala* betrifft, so stellen sich die ersten Anzeichen beginnenden Zerfalls des Penis gegen Ende des 6. Monats ein. Im 7. Monat findet man den Penis nur noch als einen kurzen Zapfen in das Atrium hineinragen (vgl. Fig. 12) und im 9. Monat etwa deutet nur noch ein Haufen wirrer Muskelzüge mit eingestreuten Kernen die Stelle an, wo einst Penis, Penisscheide samt Atrium lagen. Später findet man überhaupt keine Reste vom Begattungsapparat mehr vor. Die Vasa deferentia, dicht mit Sperma erfüllt, zeigen noch im 7. Monat keine Veränderungen, dann macht sich eine Körnelung des Inhalts bemerkbar zum Zeichen dafür, daß die Spermatozoen im Zerfall begriffen sind. In den Hoden fahren die Spermatogonien anfangs noch mit der Bildung der Spermatozoen fort, allmählich werden aber die Kernteilungen eingestellt. Im weiteren Verlaufe schrumpfen die Hoden zu einem soliden Häufchen von Spermatogonien zusammen. Die Hodenzellen nehmen an Größe ab; während ihr Kern normalerweise 6,9 μ bis 8,1 μ groß ist, besitzt er nach 7 Monaten die Größe von nur noch 3,4 μ bis 4,6 μ. Bei dieser Größenabnahme ballt sich anscheinend das Chromatin zusammen, der Klumpen besitzt dann ein starkes Färbevermögen. Solche Zustände deuten auf eine Degeneration des Kerns hin und entsprechen den Schilderungen, die HERTWIG (93, S. 198) von desorganisierten Samenzellen gibt. Unter beständiger Abnahme der Zellenzahl überleben die Hoden alle übrigen Geschlechtsorgane, mit Ausnahme der Ovarien, noch eine beträchtliche Zeit. Wenn das Tier dem Hungertode nahe ist, sind auch die Hoden verschwunden.

Über den Zerfall der Muskulatur, die den Hauptteil des Begattungsapparates ausmacht, sind meine Untersuchungen noch nicht zu einem völligen Abschluß gekommen. Es hat mir den Anschein, als ob der von VERWORN (03, S. 351) allgemein aufgestellte Satz, »daß alle Elemente, deren Kontraktilität deutlich zum Ausdruck kommen kann, ausnahmslos in der Kontraktionsphase absterben,« eine neue Bestätigung erfahren wird. Ich fand nämlich zwischen normalen Muskelfasern in zerfallenden Organen häufig Fasern von 3- bis 5facher Breite als man sie sonst zu Gesicht bekommt. Meist waren sie nur kurz und stellten sonderbare Formen her. Auch in ihrem Färbevermögen wichen sie von den lebenden Muskelfasern ab. Solche Verhältnisse habe ich in Fig. 13 dargestellt. Interessant wäre es zu erfahren, welchem Schicksal die Myoblasten anheimfallen, ob sie auch sofort zugrunde gehen, oder ob sie noch eine Zeitlang erhalten bleiben, um vielleicht gar eine Regeneration der kontraktilen Substanz zustande zu bringen.

Bekanntlich treten nach BARFURTH (87b, S. 56) bei der Rückbildung des Froschlarvenschwanzes Leucocyten auf, die den Zerfall der Muskulatur beschleunigen helfen. Von solchen habe ich nirgends Anzeichen vorgefunden, trotzdem ich, wie schon oben bemerkt wurde, der Frage, ob Phagocytose vorkomme, meine besondere Aufmerksamkeit gewidmet habe.

Der Zerfall der gesamten Atrialorgane hat zur Folge, daß die ganze postpharyngeale Körperpartie, die von ihnen größtenteils eingenommen wird, eine so bedeutende Verkürzung erfährt, daß die Figur eines stark ausgehungerten Tieres erheblich abgeändert erscheint.

Es war anfänglich nicht leicht zu entscheiden, ob ein kleiner Penis das Resultat eines Rückbildungsprozesses war, oder ob er ein Entwicklungsstadium darstellte, in welch letzterem Falle die Hungerperiode begonnen haben würde, ehe der Penis völlig entwickelt war. Die Möglichkeit war nämlich nicht ausgeschlossen, daß in all den Fällen, wo hernach ein kleiner Penis beobachtet wurde, der Einfluß des Hungers nur darin bestanden haben würde, die Entwicklung des Penis zu hemmen. Denn bei *Planaria gonocephala* läßt sich ohne vorherige mikroskopische Untersuchung, lediglich auf Grund der Körpergröße, nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die Versuchstiere einen vollständig entwickelten Geschlechtsapparat besitzen oder nicht. Immerhin war die häufig gemachte Beobachtung eines kleinen Penis bei Hungertieren sehr verdächtig. Es galt aber eine absolute Gewähr für eine unter dem Einfluß des Hungers stattfindende Reduktion des Penis zu erhalten. Ich verschaffte mir zu diesem Zweck eine größere Zahl von *Planaria alpina.* Bei diesem Tier kann man schon mit dem bloßen Auge die mächtig entwickelte Penisscheide durchschimmern sehen. Nur solche Tiere, von deren Geschlechtsreife ich mich genau überzeugte, verwandte ich zu einem neuen Hungerversuche. Der Versuch ergab in allen Einzelheiten eine sichere Bestätigung meiner Befunde bei *Planaria gonocephala.* Der Prozeß geht hier nur etwas schneller vor sich, denn nach einem halben Jahre ist bereits der ganze Begattungsapparat zerfallen und nach 7 $^1/_2$ Monaten waren keine Spuren desselben mehr aufzufinden.

Interessant ist auch die bereits einmal erwähnte Entdeckung Thachers (02, S. 640), daß bei geeignet angestellten Regenerationsversuchen der Penis von *Planaria maculata* einer Degeneration anheimfällt. Wenn sie nämlich ein Tier kurz hinter dem Munde durchschnitt, so erfolgte im Hinterende die Neuanlage des Pharynx an der Stelle, wo zuvor der Geschlechtsapparat gelegen hatte. Dieser wurde nämlich vollständig zerstört. So überraschend dies auf den ersten Blick erscheinen mag, es ist eine einfache Folgerung nachstehender Überlegung. Neben dem Einfluß des Hungers ist das alte Gewebe Veränderungen unterworfen, die den regenerierenden Körperteil zum Regenerat in ein passendes Verhältnis bringen sollen. Diese, als Morpholaxis längst bekannte Erscheinung beruht zum großen Teil auf der Rückbildung gewisser Zellgruppen. Was den Begattungsapparat anbetrifft, so bietet für diese Betrachtung ein gutes Beispiel *Planaria alpina.* Wenn bei diesem Tier das Hinterende die Regeneration des Vorderendes zu vollziehen hat, so besteht wohl kein

Zweifel darüber, daß die mächtige Penisscheide viel zu groß ist, daß sie daher einer Veränderung unterworfen werden muß, wenn das aus der Regeneration hervorgehende Tier gut proportioniert sein soll. Ich habe dieses Experiment wiederholt ausgeführt. Die muskulöse Penisscheide verschwindet vollständig und mit ihr die übrigen Teile des Copulationsapparats. Man kann dieses Experiment vorteilhaft dazu benutzen, sich schnell Rückbildungsstadien jener Organe zu verschaffen, denn die Prozesse spielen sich hier bedeutend schneller ab, als wenn der Hunger die alleinige Ursache des Zerfalls ist.

Zusammenfassung.

Der Einfluß der herabgesetzten Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen gibt sich äußerlich in einer Größenabnahme und Formveränderung des Körpers zu erkennen.

Während die Größenreduktion in einem gleichmäßigen Kleinerwerden sämtlicher Zellen eine ausreichende und einfache Erklärung finden würde, deutet die Veränderung der Körperform auf anderweitige, gleichzeitig mitwirkende Ursachen hin. Diese Ursachen sind darin zu erblicken, daß eine ungleiche Beeinflussung der verschiedenen Gewebe stattgefunden hat, indem die entbehrlicheren Organe zugrunde gingen, um mit ihrem Stoffmaterial die Organe vor dem Untergang zu bewahren, die für das Tier unumgänglich notwendig sind. Eine stattfindende Nekrobiose der Elemente läßt sich nur dort feststellen, wo untergehende Zellen in größerer Menge beieinander angetroffen werden.

Im Nervensystem, Darm, Exkretionsgefäßsystem, Parenchym, Hautmuskelschlauch und Körperepithel trat ein gleichzeitig stattfindender Zerfall von Zellen in größerem Umfange nicht ein. Dagegen ließen sich Degenerationsprozesse deutlich im Bereiche der Geschlechtsorgane beobachten, die zu einer totalen Rückbildung dieses Organsystems führten.

Dieser Prozeß erfolgte in der Weise, daß zuerst die Dotterstöcke angegriffen wurden, im späteren Verlauf der Begattungsapparat und zuletzt die Hoden und Ovarien. Dabei trat eine Phagocytose nicht ein, die Elemente zerfielen an Ort und Stelle und wurden resorbiert.

Beachtet man, daß die postembryonale Entwicklung der Geschlechtsorgane in der Reihenfolge vor sich geht, daß zuerst die Bildung der Ovarien und Hoden, viel später erst die Entwicklung des Begattungsapparates und am Schluß die Anlage der Dotterstöcke erfolgt, so findet man, daß die Involution der Geschlechtsorgane in der umgekehrten Reihenfolge stattfindet, wie ihre Entstehung.

Bonn, im Februar 1905.

Literaturverzeichnis.

'87a. D. Barfurth, Der Hunger als förderndes Princip in der Natur. Arch. f. mikr. Anat. XXIX. Bd. 1. Heft. S. 28—34.

'87b. —— Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarcoplasten. Ebenda. XXIX. Bd. 1. Heft. S. 35—60.

'92. D. Bergendal, Einiges über den Uterus der Tricladen. Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckarts. Leipzig 1892. S. 310—318.

'96. —— Studier öfver Turbellarier. II, Om byggnaden af Uteriporus Bgdl. Jämte andra bidrag till Tricladernas anatomi. Kongl. fysiografiska Sällskapets I Lund Handlingar. Ny följd Bd. VII.

'97. Heinr. Bettendorf, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. X. Bd. 3. Heft. S. 307—358.

'96. F. Blochmann, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896.

'91. Ludwig Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. Diese Zeitschr. Bd. LI. S. 167—470, 470—479.

:03. Ernst Bresslau, Die Sommer- und Wintereier der Rhabdocölen des süßen Wassers und ihre biologische Bedeutung. Verhandl. der Deutsch. Zool. Ges. Würzburg 1903. S. 126—139.

:04. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. Heft 2. S. 213—326, 326—332.

'92. Georges D. Chichkoff, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Arch. d. Biol. (van Beneden). Tom. XII. fasc. III. p. 435—560, 561—568.

:03. —— Sur une nouvelle espèce du genre Phagocata Leidy. Arch. zool. exp. 14. sér. I Tom. No. 4.

'98. Winterton C. Curtis, On the reproductive system of Planaria simplicissima, a new species. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ont. Bd. XIII. Heft 3. S. 447—466.

:02. —— The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata. Proc. Bost. Soc. Vol. XXX. No. 7. S. 515—559.

'30. Ant. M. Dugès, Aperçu de quelques observations nouvelles sur les Planaires et plusieurs genres voisins. Ann. sc. nat. Tom. XXI. p. 72—89, 89—90.

'99. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. Triclada terricola (Landplanarien). Leipzig 1899.

'79. Paul Hallez, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'institut zoologique de Lille. Lille 1879.

'87. Paul Hallez, Sur la fonction de l'organe énigmatique et de l'utérus des Dendrocoeles d'eau douce. Compt. rend. T. CIV. p. 1529—1532.

'90. —— Catalogue des Turbellariés (Rhabdocoelides et Dendrocoelides) du Nord de la France et de la cote Boulonnaise. Extr. de la Rev. biol. du Nord de la France. 1890.

:04. W. Heim, Zur Epithelfrage der Trematoden. Diese Zeitschr. LXXVII. Bd. S. 546—580, 580—585.

'93. Oscar Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. I. Buch. Allgemeine Anatomie und Physiologie der Zelle. Jena 1893.

'96. Rich. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. X. Bd. 2. Heft. S. 157—198, 199—204.

'84. Isao Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. S. 359—459, 459—464.

'87. —— Über einige Tricladen Europas. Journ. coll. Science Japan. Vol. I. Part. IV. S. 337—356, 357—358.

'94. Jacob Keller, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. Jen. naturwiss. Zeitschr. XXVIII. Bd. Neue Folge XXI. Bd. S. 370—407.

'79. J. v. Kennel, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodesmus terrestris O. F. Müll. und Geodesmus bilineatus Metschn. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. V. S. 120—159, 160.

'87. —— Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. III. S. 447—484, 485—486.

'89. E. Korschelt. Über die wichtigen Funktionen der Wanderzellen im thierischen Körper. Naturwiss. Wochenschr. IV. Bd. Nr. 4. S. 25—28.

'85. W. Kükenthal, Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. naturw. Zeitschr. XVIII. Bd. Neue Folge XI. Bd. 2. Heft. S. 319—364.

'84. Arn. Lang, Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Leipzig 1884.

'91. Georg Hermann Lehnert, Beobachtungen an Landplanarien. Arch. f. Naturgesch. 57. Jahrg. (1891.) I. Bd. S. 306 ff.

:03. E. Mattiesen, Die Eireifung und Befruchtung der Süßwasserdendrocölen. Zool. Anz. XXVII. Bd. Nr. 1. S. 34—39.

:04. —— Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIV. S. 274—354, 354—361.

'79. E. Metschnikoff, Spongiologische Studien. Diese Zeitschr. XXXII. Bd. S. 371—375.

'82. —— Zur Lehre über die intracelluläre Verdauung niederer Tiere. Zool. Anz. V. Bd. S. 310—316.

:01. T. H. Morgan, Growth and Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entwicklungsmech. XIII. Bd. S. 179—212.

:04. Al. Mrázek, Über eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (Planaria montenigrina). Sitzb. böhm. Ges. Wiss. II. Klasse. Prag 1904. XXXIII.

'59. Oscar Schmidt, Die dendrocölen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Graz. Diese Zeitschr. X. Bd. 1. Heft. S. 24—33.

:02. Karl Camillo Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

:02. Eugen Schultz, Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration der Turbellarien. Diese Zeitschrift. LXXII. Bd. 1. Heft. S. 1—28—30.

'36. Franz Ferd. Schultze, De planariarum vivendi ratione et structura penitiori nonnulla. Diss. inaug. Berolinensis 1836.

:01. N. M. Stevens, Notes on Regeneration in Planaria lugubris. Archiv für Entwicklungsmech. XIII. Bd. S. 396—408, 408—409.

:02. Henrietta F. Thacher, The Regeneration of the Pharynx in Planaria maculata. Amer. Naturalist. Vol. XXXVI. S. 633—641.

:03. Max Verworn, Allgemeine Physiologie. 4. Aufl. Jena 1903.

'94. Walter Voigt, Planaria gonocephala als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von Planaria alpina und Polycelis cornuta. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Geogr. u. Biol. VIII. Bd. S. 131—176.

'96. —— Die Einwanderung der Planariaden in unsere Gebirgsbäche. Verhandl. Nat. Ver. preuß. Rheinl. Westf. 53. Jahrg. 1. Heft. S. 103—140.

:01. —— Die Ursachen des Aussterbens von Planaria alpina im Hundsrückgebirge und von Polycelis cornuta im Taunus. Ebenda. 58. Jahrg. S. 223—236.

'88. Aug. Wendt, Über den Bau von Gunda ulvae (Planaria ulvae Oersted). Arch. f. Naturgesch. 54. Jahrg. (1888.) I. Bd. S. 252- 272, 273—274.

:01. Napsal Jaromir Wenig, Příspěvky k anatomii některých orgánů planarií sladkovodních. Sitzb. böhm. Ges. Wiss. II. Klasse. 1901. IX.

91. W. M. Woodworth, Contributions to the Morphology of the Turbellaria. I. On the Structure of Phagocata gracilis Leidy. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XXI. p. 1—42.

'96. E. Zernecke, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. IX. Bd.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

A, Atrium;
Da, Darm;
De, Ductus ejaculatorius;
dg.M, degenerierende Muskelfaser;
Dk, Dotterkugel;
Dr, Drüsen;
Edg, Eidottergang;
Ep, Epithelplatten;
F, Fettvacuole;
G.P, Genitalporus;
jg.Dz, junge Dotterzellen;
K, Kern;
l.m, Längsmuskelfasern;
Mbl, Myoblasten;
Mbl + Ez, Myoblasten und Epithelzellen;
n.M, normale Muskelfaser;
P, Penis;
r.m, Ringmuskelfasern;
Sbl, Samenblase;
Sch, Schalendrüsen;
Ut, Uterus;
Utg, Uterusgang;
Vd, Vas deferens;
Vg, Vagina.

Tafel XXV.

Fig. 1. Rekonstruktion der Geschlechtsorgane von *Planaria gonocephala* nach einer Serie von Transversalschnitten. Vom Rücken gesehen. Vergr. etwa 40fach.

Fig. 2. Desgl. Von der linken Seite gesehen. (Der Übersichtlichkeit halber wurden das rechte Vas deferens und der rechte Eidottergang aus der Zeichnung fortgelassen.) Vergr. etwa 40fach.

Fig. 3. Transversalschnitt durch das Atrium von *Planaria gonocephala*. Vergr. etwa 40fach.

Fig. 4. Junger Dotterstockstrang von *Planaria gonocephala*. Das Tier wurde im Januar konserviert. Sublimat, Orange G-Hämatoxylin. Zeiss, Oc. 2, Obj. E.

Fig. 5. Reife Dotterzelle von *Dendrocoelum lacteum*. Sublimat, Methylgrün-Fuchsin S. Zeiss Oc. 2, homogene Immersion 1/18.

Fig. 6. Degenerierende Dotterzelle von *Dendrocoelum lacteum*. Das Tier wurde 10 Tage nach der Operation konserviert. Sublimat, Methylgrün-Fuchsin S. Zeiss Oc. 2, homogene Immersion 1/18.

Fig. 7. Total degenerierte Dotterzelle von *Dendrocoelum lacteum*. Das Tier wurde 17 Tage nach der Operation konserviert. Sublimat, Methylgrün-Fuchsin S. Zeiss Oc. 2, homogene Immersion 1/18.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch den Eidottergang von *Dendrocoelum lacteum*. Konservierung nach Chichkoff. Orange G-Hämatoxylin. Zeiss Oc. 2, Obj. E.

Fig. 9. Transversalschnitt durch den Eidottergang von *Dendrocoelum lacteum*. Konserviert nach Chichkoff. Orange G-Hämatoxylin. Zeiss Oc. 2, Obj. 2.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Längsmuskulatur der Penisscheide von *Planaria alpina*. Konserviert nach Chichkoff. Orange G-Hämatoxylin. Zeiss Oc. 2, Obj. E.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch die Atrialorgane einer normalen *Planaria gonocephala*. Rekonstruktion. Vergr. etwa 40fach.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch die Atrialorgane einer hungernden *Planaria gonocephala*. Dauer der Hungerperiode 7 Monate. Rekonstruktion. Vergr. etwa 40fach.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch eine degenerierende Muskelpartie des Penis von *Planaria gonocephala*. Konserviert nach Chichkoff. Orange G-Hämatoxylin. Zeiss Oc. 2, Obj. E.

Der feinere Bau und die Bildung des Ephippiums von Daphnia hyalina Leydig.

Von

Adolf Zwack
(Innsbruck).

Mit Tafel XXVI und XXVII.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der k. k. Universität zu Innsbruck durchgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. HEIDER, bin ich für die Leitung der ganzen Untersuchung, für vielfache Anregung und Förderung zu aufrichtigem Dank verpflichtet. Besten Dank spreche ich auch Herrn Prof. Dr. v. DALLA-TORRE in Innsbruck aus, der mir in bekannt liebenswürdiger Weise zwei mir unzugängliche Arbeiten verschaffte. Weiter sei noch meinem Freunde Dr. V. BREHM in Elbogen für die Anregung zur vorliegenden Untersuchung und für die erste Orientierung auf diesem Gebiete und Herrn P. KARL FRANK in Valkenburg i. H. für eine Übersetzung aus dem Englischen herzlichst gedankt.

I. Teil. Das fertige Ephippium.

Das fertige und abgelegte Ephippium besitzt zweierlei Wandbildungen, von denen die äußere (*a* in Fig. 8—12) einen komplizierteren Bau aufweist, während die innere (*b* in Fig. 8—12) eine einfache zarte Lamelle ist.

Äußere Wandung.

Der auffälligste und wesentlichste Teil der äußeren Wandung besteht aus langgestreckten, sechsseitigen, hohlen Prismen, die auf der Oberfläche des Ephippiums senkrecht stehen. In Horizontalschnitten und in Schnitten normal auf die Längsachse des Ephippiums erscheinen sie selbstverständlich als Rechtecke (Fig. 1*a*). Ich will diese Gebilde »Hohlprismen« nennen. Die Längswände und die nach außen gewandten Basisflächen (Fig. 1*e*) derselben besitzen dieselbe Struktur, während die nach innen gewandten Basisflächen aus zweierlei Lamellen bestehen. In den ersteren treten stark lichtbrechende Felder von manchmal rundlicher, meist aber länglicher, spitzeckiger Gestalt auf, mehrere solcher Felder schließen sich oft zu einem »zusammengesetzten Feld« zusammen. Mit sehr starken Vergrößerungen kann man in diesen Feldern dunkle Punkte erkennen, die man für Poren halten möchte, was auch durch ein später zu erwähnendes Experiment bestätigt wird (Fig. 1). Die Wände erinnern etwas an die schiefgestellten Siebplatten der Pflanzen, da ja auch dort in der Siebplatte besondere Siebfelder vorhanden sind, die erst die Durchbohrungen enthalten. Der Querschnitt der Wände zeigt infolge dieser Struktur abwechselnde helle und dunkle Punkte (Fig. 1, 2, 3). Die innere Basis der Hohlprismen besteht eigentlich aus zwei Lamellen. Die eine davon entsteht dadurch, daß die Längswände der Hohlprismen sich ganz unten gabeln und die gegabelten Enden benachbarter Längswände ineinander übergehen (Fig. 1*b*). Diese Lamellen, die natürlich denselben Bau haben wie die Längswände, sind meist nur am Rande der Hohlprismen, bei der Gabelungsstelle, gut sichtbar, die mittlere, innig an die zweite Basallamelle anliegende Partie ist nur mit den stärksten Vergrößerungen und da nur in günstigen Fällen zu sehen. Die zweite Basallamelle liegt als einheitliche Lamelle den über ihr befindlichen Basallamellen aller Hohlprismen fest an (Fig. 1*c*). Ihre Felderung ist bedeutend schwächer als die der andern Wände, es sind mit den stärksten Vergrößerungen bei genauem Zusehen auch dunkle Punkte darin wahrzunehmen, da diese aber etwas undeutlich sind, würde ich es nicht wagen, sie als Poren in Anspruch zu nehmen, wenn nicht das schon zitierte Experiment diese Annahme stützen und sogar verlangen würde. Diese untere zarte Lamelle scheint auch eine andre chemische Zusammensetzung zu haben als die andern Wände, da sie verschiedene Farbstoffe annimmt, während die andern Wände sich mit diesen nicht färben.

An der nach außen gewandten Basis der Hohlprismen liegt der zweite Teil der äußeren Wandung des Ephippiums (Fig. 1—3*d*) an, den ich als Zone der »Subcuticularkämmerchen« bezeichnen will. Diese Subcuticularkämmerchen sind sehr klein, die nach außen gerichteten, dunkelbraun gefärbten Wände derselben sind in ihrer Mitte stark verdickt, gegen das Ende der Kämmerchen zu nimmt die Verdickung ab und dort, wo je zwei Kämmerchen zusammenstoßen, ist die äußere Cuticula dünn. Infolgedessen erscheint die äußere Begrenzung der ganzen Subcuticularzone im Querschnitt wellenförmig, wobei jeder Wellenberg eine Verdickung ist und ein Kämmerchen unter sich hat, während das Wellental eine dünn gebliebene Stelle ist und kein Kämmerchen unter sich hat, da es ja den Punkt darstellt, wo benachbarte Kämmerchen zusammenstoßen (Fig. 1, 3).

Schaut man auf die Außenwand des Ephippiums von der Fläche, so erscheinen die dünnen Stellen als runde oder elliptische Vertiefungen, die bedeutend heller sind als die verdickten Ränder derselben. Geht ein Querschnitt nicht mitten durch so eine Vertiefung, sondern etwas peripherisch, so entsteht ein Bild wie in Fig. 1 (in der Mitte). Ich bemerke gleich hier, daß diese äußere Cuticula keine Spur von irgendwelchen Poren erkennen läßt. Die Verdickungen haben in ihrer Mitte einen nach unten vorspringenden Zapfen (Fig. 3 *z*), dessen Bedeutung gleich zu erwähnen sein wird. (Er ist auch in Fig. 1 zu sehen.) Zu jeder Seite des Zapfens kann in der Verdickung noch je ein sekundäres, ganz kleines Kämmerchen auftreten (Fig. 2). Die untere Grenze der Subcuticularkämmerchen (Fig. 2, 3 *u*) ist eine gleichmäßig dünne, bräunlich erscheinende Lamelle mit äußerst stark hervortretender Felderung. Die Felder sind zusammengesetzt und haben undeutliche Poren. Der übrige Teil der Wand erscheint als ein glänzendes, zartes Netz, dessen Maschen die Felder begrenzen. Diese unteren Wände der Kämmerchen entspringen von den dünnen Stellen der oberen Wände, ziehen aber öfter nicht gleichmäßig unter der Verdickung zur nächsten Verdünnung hin, sondern biegen sich in der Mitte gegen den oben erwähnten Zapfen hinauf und legen sich an denselben an. Übrigens sind sie meist nur gegen oben hin gebogen oder verlaufen ganz gleichmäßig konkav unter der Verdickung (Fig. 1, 3). An dieser unteren Begrenzung der Subcuticularkämmerchen liegen also die Hohlprismen mit ihren äußeren Basisflächen an und zwar ist da die Lage meist eine ganz bestimmte, indem die Längswände der Hohlprismen auf eine Verdickung der äußeren Cuticula und damit auch auf ein Subcuticularkämmerchen zulaufen (Fig. 1—3). Warum das meist der Fall ist und warum man das als das typische Verhalten annehmen muß, wird aus der später zu besprechenden Entwicklung des Ephippiums klar. Manchmal allerdings laufen die Hohlprismenlängswände mehr gegen die Peripherie der Verdickungen in der äußeren Cuticula, manchmal geradezu auf eine dünne Stelle zu. Zum großen Teile lassen sich diese Erscheinungen durch Zerrung, Abreißung und Verschiebung beim Schneiden erklären. Wenn man nämlich von einer Stelle ausgehend, wo die Längswände auf die Verdickungen zulaufen, die in ihrer Anordnung vom Typus abweichenden Längswände und Verdickungen bis zu einer Stelle zählt, wo das Verhalten wieder typisch ist, so findet man die Zahl für beide gleich. Mit dieser Erklärung kommt man meist aus, doch gibt es Fälle, in welchen sie vielleicht nicht zutrifft und eine andre angenommen werden müßte, von der ich aber erst bei der Entwicklung des Ephippiums sprechen kann. Indem die äußeren Basisflächen (*e*) der Hohlprismen sich von den unteren Wänden der Subcuticularkämmerchen abheben, entstehen Bilder wie in Fig. 3. Dadurch, dann durch das Auftreten der Nebenkämmerchen in den Verdickungen der äußeren Cuticula selbst (Fig. 2) und durch die Tatsache, daß oft bei schiefen Schnitten noch die in der Flächenansicht vorhandenen Längswände der Hohlprismen in ihren obersten Teilen angeschnitten werden und auch so glänzende Linien liefern, die sich an die darüber befindlichen Wände ansetzen können, kann an der unteren Grenze der Subcuticularzone ein ganz undefinierbares Gewirr von Lamellen entstehen, dessen Deutung durch die außerordentliche Kleinheit der subcuticularen Teile sehr erschwert wird. Überhaupt ist die Feststellung dieser feinen Details wegen der relativ schlechten Schneidbarkeit des Ephippiums sehr schwierig.

Nicht an allen Stellen des Ephippiums besitzt die Außenwand die hier geschilderten Bestandteile. Noch die geringste Abweichung findet sich an einer im Umriß etwa dreieckförmigen Stelle, die etwas gegen unten zwischen den beiden »Eilogen«, auf die ich gleich zu sprechen komme, liegt (Fig. 4*a*). Dort fehlen nämlich die Subcuticularkämmerchen. Man sieht beim Übergang der typisch gebauten Teile in diese abweichend gestalteten, daß die Verdickungen der äußeren Cuticula allmählich viel schwächer werden und daß sich die untere Begrenzung der Subcuticularkämmerchen in ein ganzes Flechtwerk von Lamellen auflöst, welches gegen die Basis der Hohlprismen des abweichend gebauten Teiles herabläuft (Fig. 5, 6). Die Wände der Hohlprismen zeigen hier eine von den früheren etwas abweichende Beschaffenheit. Sie sind braun gefärbt, was besonders im Querschnitt durch dieselben hervortritt, und viel undeutlicher gefeldert. Diese Hohlprismen sind sowohl schmäler als auch besonders kürzer als die normalen Hohlprismen. Ihre Wände laufen nicht auf Verdickungen der äußeren Cuticula zu, sondern setzen sich an den Verdünnungen oder wenigstens mehr gegen diese zu an. Doch sieht man, daß sie ihren Ursprung doch eigentlich von der Mitte der Verdickung nehmen, indem ihr oberer Teil einfach umgebogen und mit der äußeren Cuticula verschmolzen ist. Man kann die verschmolzenen Teile an der verschiedenen Intensität der Färbung ganz gut unterscheiden, außerdem ist das Knie der Biegung meist frei und deutlich sichtbar (Fig. 5). Ganz merkwürdig sind die Verhältnisse an der inneren Basis dieser Prismen. Die Gabelung der Längswände fehlt und damit auch die den Längswänden gleich gebaute Lamelle der inneren Basis. Die Längswände enden ganz frei und plötzlich. Es ist an der Basis nur die zweite untere Lamelle vorhanden. Da die jetzt besprochenen Prismen viel kürzer sind als die normalen, so muß sich die Lamelle plötzlich nach oben biegen, sobald sie an diese Stelle kommt, um sich an die Längswände der Prismen ansetzen zu können (Fig. 5). Im Inneren dieser Prismen findet sich an der Basis eine ziemlich stark färbbare kompakte Masse, die den ganzen unteren Teil der Prismen ausfüllt (Fig. 5*m*). Ihre Bedeutung ist mir rätselhaft, ebenso, wie man sehen wird, die Vorgänge bei ihrer Bildung.

Bekanntlich besitzt das Ephippium Erweiterungen seines Hohlraumes, welche zur Aufnahme der Dauereier dienen, sie wurden als »Eilogen« bezeichnet. Bei *Daphnia hyalina* Leydig hat das Ephippium zwei solche Eilogen (Fig. 4*ei*), deren Bau ein von den früher beschriebenen Wandbildungen abweichender ist. Gegen die Eiloge zu werden nämlich die Hohlprismen immer kürzer und kürzer, hören schließlich ganz auf und gehen in eine kompakte, stark facettierte und zahlreiche wellige Linien aufweisende Masse über, die sich gegenüber den Hohlprismen auch durch stärkere Färbbarkeit auszeichnet. Die Subcuticularkämmerchen bleiben erhalten. Dieser Prozeß vollzieht sich aber nicht nur an den Eilogen, sondern wir finden dieselbe Erscheinung auch am vorderen, hinteren und unteren Rande des Ephippiums, wir können daher für alle diese Fälle ein und dasselbe Bild verwenden (Fig. 7, den unteren Rand darstellend), nur geht in den letzteren Fällen die Sache noch weiter, indem allmählich auch die Subcuticularkämmerchen verschwinden, jene kompakte Masse verschwindet und schließlich, noch weiter peripherisch, nur eine ganz dünne, farblose Lamelle (Fig. 7*l*) übrig bleibt, die im Vergleich zur Schale eines nicht Ephippium bildenden Tieres keinen Unterschied zeigt. Sie ist als Saum ums Ephippium (*b* in Fig. 4) zu sehen.

Während an dem vorderen, hinteren und unteren Rand die

Verhältnisse so liegen, tritt uns an dem oberen Rand eine ganz andre Erscheinung entgegen. Die Hohlprismen werden auch immer kleiner und hören schließlich ganz auf, sie gehen aber nicht in die früher erwähnte Masse über. Die Subcuticularkämmerchen verschwinden auch und es bleibt nur die äußere Cuticula übrig, welche den äußerst stark verdickten Kiel des oberen Ephippiumrandes bildet. Dieser Kiel ist in Fig. 13 dargestellt, er läßt eine dünne, oberflächliche, die dunkelbraune Farbe der äußeren Cuticula beibehaltende Schicht (*a*) unterscheiden, die mit kleinen knöpfchenförmigen Fortsätzen besetzt ist. (Man kann an der äußeren Cuticula der angrenzenden oberen Teile des Ephippiums eine Fortsetzung dieser Schicht erkennen, indem die oberen Schichten der äußeren Cuticula etwas dunkler gefärbt sind als die unteren [Fig. 13].) Die unter der oberflächlichen Schicht des Kieles befindliche Masse, die eigentlich erst seine Verdickung darstellt, zeichnet sich durch Färbbarkeit aus und zeigt eine feine Streifung parallel dem Umriß des Kieles. Die dunkelbraune äußere Cuticula der oberen Partien des Ephippiums geht allmählich in diese färbbare Masse über, am weitesten noch drängt sie an der Innenseite des Kieles die Kielmasse zurück, noch in einer Höhe, wo die Hohlprismen schon spurlos verschwunden sind, sehen wir da die Cuticula braun. Deshalb darf man nicht etwa daran denken, daß diese Kielmasse, wie es die früher erwähnte facettierte Masse war, den Hohlprismen homolog sei, die Hohlprismen verschwinden ja schon weiter unten, wo die äußere Cuticula noch ihre normale Beschaffenheit hat, und auch noch keine Kielmasse da ist. Der Kiel ist aber nur in den mittleren Partien des Ephippiums so beschaffen, sowohl im hintersten als auch in noch höherem Maß im vorderen Teil wird die Verdickung immer schwächer, bis man schließlich ganz vorn und ganz hinten von einer Verdickung überhaupt nicht mehr reden kann (Fig. 14). Von der funktionellen Bedeutung des Kieles will ich erst bei der Schilderung der Entwicklung des Ephippiums sprechen.

Die Verteilung der einzelnen Teile der äußeren Ephippialwandung ist aus den Fig. 8—11 ersichtlich, wobei Fig. 8 einen Horizontalschnitt vorführt, an dem beide Eilogen zu sehen sind, Fig. 9 einen Normalschnitt auf die Längsachse des Ephippiums zeigt, der ungefähr in Linie *aa* in Fig. 4 geführt wurde. Fig. 10 zeigt einen Normalschnitt, der eine Eiloge trifft, Fig. 11 einen Schnitt durch die Gegend, wo die hintere Eiloge schon in die hinter ihr gelegenen, normal gebauten Partien überzugehen beginnt. Deutliche Hohlprismen sind also vor der ersten Eiloge, hinter der zweiten und zwischen den Eilogen.

Der am Ephippium hinten ansitzende Stachel unterscheidet sich nicht von dem Stachel der gewöhnlichen Schale.

Innere Wandung.

Wie schon erwähnt, besteht die innere Wandung des Ephippiums (Fig. 8—12 *b*) aus einer einfachen Lamelle, die nur durch besondere Strukturen ausgezeichnet ist. Claus sagt auf S. 365 seiner im Kapitel »Literatur« zitierten Arbeit, daß an der Innenlamelle große, unregelmäßig rhombische Felder mit großen Poren auftreten. Das gilt aber nicht in der Allgemeinheit (d. h. bei meiner Species). Nur in dem Teile des Ephippiums, der hinter der Linie *ss* in Fig. 4 liegt, tritt überhaupt eine Umwandlung der Innenlamelle des Ephippiums ein, in den Partien vor dieser Linie unterscheidet sich die Innenlamelle nicht von der inneren Schalencuticula eines nicht Ephippium bildenden Tieres und zeigt keine besonders hervortretende Struktur. In den hinteren Partien tritt aber eine Veränderung ein, indem erstens die ganze Lamelle etwas verdickt und stark gepünktelt erscheint. Es ist auch eine Felderung zu erkennen, doch erscheinen mir die Felder nicht unregelmäßig rhombisch, sondern mehr sechseckig, hier und da, besonders in der oberen Hälfte, fünfeckig. Wir können an diesem hinteren Teile der Lamelle noch eine obere und untere Hälfte unterscheiden, die untere hat große Poren und deutliche Felderung, der oberen fehlen die Poren und die Felderung ist etwas undeutlicher, auch ist die Verdickung etwas schwächer. — Der unmittelbar unter dem Kiel liegende, die beiden Blätter der inneren Wandung verbindende Teil ist überall unverdickt.

Die unteren Ränder der Innenlamelle (*b*) sind im abgelegten Ephippium fest miteinander verklebt (Fig. 9—11). Die Hinterränder sind zwischen die zwei hinteren Hohlprismenpolster der äußeren Wandung fest eingeklemmt (Fig. 12). Die Vorderränder finde ich auch verklebt, aber nicht zwischen die vorderen Hohlprismenpolster eingeklemmt, sondern frei im Lumen des Ephippiums (Fig. 8 *c*). (Vielleicht wurden sie nur durchs Schneiden herausgerissen, was deshalb möglich wäre, weil die Hohlprismenpolster dort eine geringere Strecke weit aneinanderliegen als hinten und der dünne, unverdickte vordere Teil der Innenlamelle sich auch nicht so festhalten lassen wird, wie der verdickte hintere.) — In den Eilogen liegen, von der Innenlamelle des Ephippiums umgeben, die Dauereier (Fig. 10 *ei*), welche eine strukturlose, beim Schneiden immer aufspringende und sich uhrfederartig an den Enden aufrollende Hülle besitzen (Fig. 10 *c*).

II. Teil. Füllung des Ephippiums mit Luft.

Bekanntlich hat das Ephippium nicht nur den Zweck, die Dauereier vor mechanischen Verletzungen zu schützen, sondern auch als Schwimmapparat zu dienen. Die vielen Hohlräume in der äußeren Wandung des Ephippiums sind ja nur dazu vorhanden, um mit Luft gefüllt zu werden und das Schwimmen zu ermöglichen. Man würde nun von vornherein erwarten, daß die Hohlräume durch Poren in der äußeren Cuticula gefüllt werden. Wie ich aber schon erwähnte, findet sich in der äußeren Cuticula nirgends die leiseste Spur einer Durchbohrung, die Füllung kann daher nur von innen vor sich gehen. Das läßt sich durch folgendes Experiment schön beweisen: Man legt ein luftleeres Ephippium in einem Tropfen Alkohol unter das Mikroskop, ohne ein Deckglas aufzulegen. Der Alkohol verdunstet allmählich und man sieht, wie die schwarze Linie, welche die Grenze zwischen Luft und Alkohol darstellt, immer mehr gegen das Ephippium heranrückt, schließlich seinen Rand berührt, über das Ephippium hinwegzieht, doch eine Füllung der Hohlprismen tritt nicht ein. Sobald die Luft an die Oberfläche herantritt, gewinnt das Ephippium eine schwarze Färbung mit charakteristischem Glanz und zwar besonders an den Eilogen, die ja am meisten hervorragen. Man könnte glauben, die Füllung habe sich schon vollzogen, doch kann man durch Zusatz von Alkohol diese Schwarzfärbung sofort wieder vertreiben, während in das Innere des Ephippiums eingedrungene Luft nur durch längeres Kochen in Alkohol vertrieben werden kann. Die ganze Oberfläche des Ephippiums ist also mit der Luft in Berührung, aber kein einziges Hohlprisma füllt sich. Allmählich verdunstet aber der Alkohol, der zwischen den aneinandergelegten Vorder-, Hinter- und Unterrändern des Ephippiums vorhanden ist, die Luft gewinnt dadurch Zutritt ins Innere des Ephippiums. Plötzlich sehen wir da in den Eilogen einen Wirbel auftreten, die Luft dringt ein und treibt den noch in den Eilogen vorhandenen Alkohol hinaus, wobei besonders der Hohlraum des Rückenkieles als Leitungsbahn benutzt wird. Die Eilogen sind also jetzt mit Luft gefüllt und schon nach kurzer Zeit beginnen sich die Hohlprismen zu füllen. Die Füllung derselben erfolgt nicht langsam, sondern urplötzlich, hier und da wird auf einmal eines schwarz, im nächsten Augenblick pflanzt sich die Füllung blitzartig auf die benachbarten fort, aber nicht gleichmäßig nach allen Seiten, sondern in Form von unregelmäßigen Kurven, die kreuz und quer durcheinanderfahren. In wenigen Augenblicken ist das Ephippium gefüllt. Die äußerst rasche Fortpflanzung der Luft von einem Hohlprisma zu den benachbarten beweist, daß die dunklen Punkte in den Feldern der Wände Poren sind und die Tatsache, daß die Hohlprismen von den Eilogen aus gefüllt werden, beweist, daß auch die allerdings nur undeutlich wahrnehmbaren dunklen Punkte in den Feldern der inneren unteren Basallamelle (Fig. 1 *c*) Poren sind. Die Erscheinung, daß Ephippien, sobald sie nur einen Augenblick mit der Luft in Berührung kommen, an der Oberfläche des Wassers schwimmen, rührt davon her, daß in den früher beschriebenen Vertiefungen der äußeren Cuticula sofort Luft adhäriert und das Ephippium an der Oberfläche hält.

III. Teil. Bildung des Ephippiums.

Der Bau der Schale von *Daphnia hyalina* ist an der normalen Schale undeutlich wahrzunehmen, während der Bildung des Ephippiums tritt er aber viel deutlicher hervor, weshalb ich beides zugleich besprechen will. An der Hypodermis der äußeren und inneren Cuticula kann man bei der gewöhnlichen Schale keine deutliche Abgrenzung in Zellen wahrnehmen, es ist mehr eine feinkörnige protoplasmatische Masse, in der hier und da ein Zellkern liegt. In jenen Partien der Schale, aus welchen das Ephippium hervorgeht, bleibt zwar die Hypodermis der inneren Cuticula bei der Bildung des Ephippiums in dieser Form erhalten, die der äußeren wird aber verändert. Sie besteht dann aus lauter dicht nebeneinander liegenden, deutlich abgegrenzten Zellen, welche einen deutlichen Kern mit Nucleolus unterscheiden lassen. Je zwei Zellen sind durch einen chitinisierten Stützpfeiler (Fig. 15 *s*) voneinander getrennt, doch verlaufen die Stützpfeiler nicht einzeln von einem Schalenblatt zum andern, sondern in Gruppen von drei bis vier (Fig. 15), welche durch membranöse Zylinder (Fig. 15 *c*) zusammengehalten werden. In der unteren Hypodermis löst sich die Stützpfeilergruppe wieder in ihre einzelnen Pfeiler auf, welche, nach allen Seiten auseinanderlaufend, das Syncytium der unteren Hypodermis durchdringen und sich an die innere Cuticula ansetzen. Der vorhin erwähnte membranöse Trichter, welcher die Stützpfeiler zusammenhält, entsteht folgendermaßen: An Schnitten findet man, daß je zwei Stützpfeilergruppen durch einzelne Zellen, die keiner derselben angehören, getrennt werden (Fig. 15 *a*). Natürlich liegen solche Zellen nicht nur an zwei

Seiten der Stützpfeilergruppen, sondern rund herum, so daß jede Stützpfeilergruppe von einem einschichtigen Zellenring umgeben ist. Die Basalmembranen (Fig. 15 *b*) der zwischen je zwei Stützpfeilergruppen eingeschalteten Zellen laufen nun an der Außenseite der Stützpfeilergruppe herab, biegen unten um und bilden den Abschluß der Hypodermis des inneren Blattes gegen das Lumen der Schale (Fig. 15 *b'*). Da sich das rund um die Stützpfeilergruppen vollzieht, entstehen Hohlzylinder (Fig. 15 *c*), in welchen die Stützpfeilergruppen darin stecken. Diese Bildung erscheint im ersten Augenblick etwas rätselhaft, läßt sich aber bei Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte der Schale ganz leicht begreifen. Ich verweise auf Fig. 25, Taf. VII in WEISMANNS Arbeit: Zur Naturgeschichte der Daphnoiden I, in dieser Zeitschr., Bd. XXVII, 1876. Einen für unsre Frage interessanten Teil dieser Zeichnung habe ich in Fig. 38 dargestellt. Wie WEISMANN in einer späteren Abhandlung (Zur Naturgeschichte der Daphnoiden II, diese Zeitschr., Bd. XXVIII, 1877, S. 180) sagt, entstehen die Stützpfeiler der Schale nicht durch nachträgliche Verbindung der vorher getrennten Blätter der Haut, sondern durch unvollkommene Trennung dieser Blätter. Die Hypodermis des äußeren und inneren Blattes bildeten also zuerst eine einheitliche Platte, in dieser treten aber später Lücken auf, die zwischen diesen Lücken übrig gebliebenen plasmatischen Partien markieren in ihrer Lage die späteren Stützpfeiler. Bei der großen Neigung der Cladoceren, überall, wo Plasma frei an die Oberfläche tritt, sofort einen mehr oder minder chitinisierten Cuticularsaum abzuscheiden, wird es niemand wundernehmen, daß auch die hier auftretenden Lücken sofort durch eine Membran ausgekleidet werden. Die Membranen, die da entstehen, sind nun nichts andres als die Basalmembranen der zwischen den Stützpfeilergruppen eingeschalteten Zellen, welche die erwähnten membranösen Zylinder bilden. Aus dem Plasma, welches die Lücken oben (d. h. gegen die Außenseite der Schale zu) begrenzt, wird eben so eine eingeschaltete Zelle. Aus dem Plasma, das oberhalb der Stützpfeileranlagen liegt, entstehen durch Teilungen mehrere Zellen, diese Teilung erstreckt sich auch auf das Plasma der Stützpfeileranlagen selbst. Die Zellen scheiden nun zwischen sich Chitinpfeiler (Stützpfeiler) ab, welche sich an beide Blätter des Panzers ansetzen und an diesen Pfeilern, die in die Länge wachsen, rutscht die obere Hälfte des Plasmas nach oben, die untere nach unten, es vollzieht sich ein Auseinanderweichen der beiden Blätter. In der gewöhnlichen Schale besteht noch im Anschluß an die Stützpfeiler eine plasmatische Verbindung zwischen beiden Blättern (Fig. 15), bei der Entwicklung des Ephippiums wird aber diese Verbindung unterbrochen, so daß in den membranösen Zylindern nur mehr die chitinösen Pfeiler liegen (Fig. 28 links). Das Plasma läuft zwar, besonders in gewissen Entwicklungsstadien, oft ziemlich weit an den Stützpfeilern herab (Fig. 16, 29), doch besteht keine plasmatische Verbindung mehr.

Als Vorbereitung zur Bildung des Ephippiums tritt eine Verkürzung der Schale in dorsoventraler Richtung ein, wobei sich natürlich die feste Cuticula in Falten legen muß. Es ist klar, daß an jenen Punkten, wo sich Stützpfeiler ansetzen, wegen des Widerstandes, den dieselben einer Einbiegung entgenstellen, bei der welligen Faltung der Cuticula Wellenberge auftreten werden, während die dazwischen gelegenen Strecken sich zu Wellentälern einbiegen (Fig. 16 und 26 *a*). [An der inneren Cuticula sind diese Erscheinungen schwächer, für den weiteren Verlauf der Ephippialbildung unwichtig und deshalb in den Bildern nicht dargestellt.] Dann wird eine Häutung eingeleitet. Die Häutungen vollziehen sich hier bekanntlich in der Weise, daß unter der alten äußeren und inneren Cuticula von derselben Hypodermis eine neue äußere und innere Cuticula abgeschieden wird und daß dann das Tier seine neue Schale aus der alten wie aus einem Futteral herauszieht. Bei der Häutung, welche die Ephippialbildung einleitet, wird aber der alte Panzer nicht gleich abgeworfen, sondern bleibt noch einige Zeit am Tier, da ihm noch eine Rolle bei der Ephippialbildung zugedacht ist. — Im ersten Stadium der Ephippialbildung scheiden die Zellen der äußeren Matrix nach außen eine Masse ab, die anfangs sicher noch nicht fest ist, sondern am ehesten wohl einen sehr zähen Schleim darstellt. [Massen von solcher Beschaffenheit werden uns hier auch noch in andern Stadien entgegentreten.] Die Form, in der diese Masse auftritt, ist charakteristisch (Fig. 16 und 17). Dort, wo je zwei Zellen zusammenstoßen (Fig. 17 *a*), ist sie bedeutend verdickt, die nach außen gerichtete Oberfläche ist dort gerade oder schwach konkav, während die nach innen gerichtete stark konvex ist. Über der Zelle selbst (Fig. 17 *b*) ist diese Masse nur in einer dünnen, bogig verlaufenden Lamelle vorhanden. Später macht sich bald auf der linken, bald auf der rechten Seite der dünnen Stelle (*b*) ein Einschnitt bemerkbar, welcher von außen in die Masse einer der beiden angrenzenden Verdickungen, einen Teil von ihr abschneidend, eindringt (*c* in Fig. 18 [rechts], Fig. 19). [Bei diesen Figuren geschieht das links von der dünnen Stelle.] Der Spalt dringt immer tiefer in die Masse der Verdickung ein und treibt schließlich deren untere Schichten in Form eines stumpfen Höckers nach innen, gegen die darunter liegende Zelle, vor (Fig. 20, 21*d*). Vor dem Auftreten des Höckers zeigte die untere Begrenzungslinie der oben erwähnten Masse unter der dünnen, den Scheitel der Zelle bedeckenden Stelle (*b* in Fig. 17—19) eine einzige Einbuchtung (*e* in Fig. 17—19). In diese Einbuchtung drang ja eben die Zelle mit ihrem Scheitel vor. Durch das Auftreten des Höckers (*d*) wurde nun ein Teil dieser Bucht (*f* in den Fig. 20—23) von der früher einheitlichen Bucht abgetrennt. Noch lange kann man den abgetrennten Teil (*f*) von dem Reste der ursprünglich einheitlichen Bucht unterscheiden, denn der letztere (*g* in Fig. 18, 21—23) ist noch lange bedeutend größer als der erstere (*f*). Später tritt aber die Tendenz auf, den Spalt in die Symmetrieebene zwischen je zwei verdickte Partien einzustellen, während er früher wegen seines seitlichen Eindringens in die Masse der einen Verdickung von der Symmetrieebene abwich. Dies geschieht durch eine Einengung derjenigen Bucht, welche die ursprüngliche dünne Stelle markiert, wie es in Fig. 23 (bei *g*) zu sehen ist. Die dünnere Begrenzung dieser Bucht (*d*) wird gegen die Verdickung (*a*) hin gebogen. Durch fortgesetzte Ausscheidung der oben erwähnten Masse wird später jeder Unterschied in der Größe der Buchten zu beiden Seiten des Höckers ausgeglichen, so daß man ein Bild wie in Fig. 24 bekommt. Nun beginnt der Spaltgrund in die Breite zu wachsen, so daß die beiden, den Spalt begrenzenden Verdickungen auseinandergeschoben werden und schließlich das in Fig. 25 dargestellte Stadium eintritt. Diese erweiterten Spalte sind es, die uns beim fertigen Ephippium im Schnitt als Wellentäler, in der Flächenansicht als rundliche oder elliptische Gruben entgegentreten. Doch ein Unterschied macht sich noch zwischen den Fig. 1 und 25 bemerkbar. Während, wie ich vorhin erwähnte, die an den Grenzen je zweier Zellen auftretenden Verdickungen an ihrer Außenseite gerade oder schwach konkav sind (Fig. 24, 25*v*), sind die Verdickungen im fertigen Ephippium nach außen stark konvex (Fig. 1—3, 5*v*). Wie kommt das zustande? Ich habe schon früher hervorgehoben, daß der alte Panzer noch am Tiere sitzen blieb und daß bei seiner welligen Faltung dort, wo sich Stützpfeiler ansetzen, Wellenberge entstanden. Nun, Stützpfeiler entstehen zwischen je zwei Zellen, die oben erwähnten Verdickungen entstehen aber auch dort, wo je zwei Zellen zusammenstoßen, es befindet sich also über jeder

Verdickung ein nach außen konvexer Wellenberg des alten Panzers. Jetzt wird das neue Ausscheidungsprodukt der äußeren Matrix in den alten Panzer wie in eine Form hineingepreßt, so daß wegen der Plastizität dieser zähflüssigen Masse die nach außen gerichtete Fläche der Verdickungen konvex wird. Man erhält dann in den Präparaten Bilder wie das in Fig. 26 dargestellte, der alte Panzer sitzt als hellglänzender Saum (*a*) der mattgrauen, in ihn eingepreßten Masse (*b*) an. Nachdem die neue Cuticula genügende Festigkeit erreicht hat, wird erst der alte Panzer abgestreift. Wie die untere Begrenzung der Subcuticularkämmerchen entsteht, ist ja leicht verständlich, man braucht sich nur zu denken, daß die Zellen, an der Basis der erweiterten Spalte (*b* in Fig. 25) noch sitzen bleibend, sich von den Verdickungen, die dort entstanden, wo je zwei Zellen zusammenstoßen, abheben und an ihrer Außenfläche eine Lamelle abscheiden. Damit ist die Bildung der Subcuticularzone beendigt. — Bevor nun die Bildung der Hohlprismen beginnt, ist es notwendig, den Binnenraum der Schale zu erweitern, damit die langen Hohlprismen Platz haben. Das wird erreicht, indem die Zellen die zwischen ihnen vorhandenen Stützpfeiler verlängern und an ihnen in die Höhe wandern (Fig. 16 und 28). Die Basalmembranen, welche die membranösen Zylinder für die Stützpfeilergruppen bilden, bleiben aber in ihrer früheren Lage (Fig. 16 und 28*b*), ich will sie als primäre Basalmembranen bezeichnen, denn, sobald die dazugehörigen Zellen sich von ihnen abheben, treten sofort an den nunmehr freien Innenflächen der Zellen sekundäre Membranen (Fig. 16, 28*c*) auf, die ursprünglich als schwacher Cuticularsaum erscheinen und wohl noch längere Zeit, mindestens an den mit den Stützpfeilern in Berührung tretenden Rändern, zähflüssige Beschaffenheit besitzen, wie aus den späteren Vorgängen zu schließen ist. Dadurch, daß die Zellen an den Stützpfeilern in die Höhe wandern, wird auch die plasmatische Verbindung mit der unteren Hypodermis unterbrochen (die untersten Teile ausgenommen), und sogleich auch hier an der Unterseite der Zellen ein Cuticularsaum ausgebildet (Fig. 28*d*, Fig. 16*d*). Die Zellen flachen sich an ihrer Unterseite ab und erscheinen dann im Schnitt quadratisch (Fig. 28 links). Doch findet man auch Zellen, die an den Stützpfeilern ein wenig herablaufen (Fig. 16) und auch solche, deren Seiten sich von den Stützpfeilern abheben (Fig. 16*e*). Auch im letzteren Falle tritt sofort an der Oberfläche ein glänzender Cuticularsaum auf. Indem sich in den beiden letzteren Fällen so ein Cuticularsaum an einen Stützpfeiler ansetzt, kann er, besonders wenn er stark ist, den Beobachter in Verlegenheit bringen, man weiß dann nicht, welche der beiden glänzenden Linien der Stützpfeiler und welche der Cuticularsaum ist (ähnlich auch in Fig. 29), in der Regel ist aber doch der erstere dicker. [Ich fand auch Fälle, wo es sich um eine teilweise Längsspaltung des Stützpfeilers zu handeln schien. Das wird ja niemand wundernehmen. Da der Stützpfeiler von zwei Zellen gebildet wird, so wäre es denkbar, daß er beim Schneiden in die zwei von je einer Zelle gelieferten Hälften zerspringt.]

Die eben geschilderte Erweiterung des Schalenraumes tritt schon manchmal mit der Bildung der äußeren Cuticula gleichzeitig auf (Fig. 16), doch findet man meist, daß letztere vorangeht. — Bezüglich der Bildung der Hohlprismen ist zu bemerken, daß ihre Wände auch zwischen je zwei Zellen ausgeschieden werden. Jede Zelle scheidet zunächst an ihrer Außenfläche und ihren Seitenflächen (letzteres im Verein mit den benachbarten) eine Wand von der früher beschriebenen Struktur ab. An der Außenfläche wird dann die Abscheidung eingestellt, während sie an den Seitenflächen fortdauert. Die Zellen wandern dabei an den Seitenwänden der von ihnen gebildeten Hohlprismen wieder herab. Die Stützpfeiler werden in die Wände aufgenommen, weshalb man die Wände unten direkt in die Stützpfeiler übergehen sieht (Fig. 29). Schließlich ist die nötige Länge der Hohlprismen erreicht, jede Zelle scheidet für sich an ihrer Außenfläche die obere innere Basis des Hohlprismas (*b* in Fig. 1) ab und alle zusammen scheiden dann die untere, der oberen innig anliegende, in ihrer Struktur etwas abweichende innere Basallamelle ab (*c* in Fig. 1). Damit sind die Hohlprismen fertiggestellt. Während des Herabwanderns der Zellen wird die »sekundäre Basalmembran« immer dicker und dicker. Nach der Bildung der Hohlprismen sind die Zellen immer wenigstens in die Nähe der primären Basalmembran gelangt, häufig sitzen sie ihr direkt auf. Im ersteren Falle bildet die sekundäre Basalmembran (*c* in Fig. 30 links) einen Bogen, der über die primäre Basalmembran (*b*) hinzieht, im letzteren Falle liegt sie ihr dicht an (Fig. 30 rechts). In diesem Stadium ist sie schon so dick, daß sie wohl bereits ihre zähflüssige Beschaffenheit verlor und ganz fest wurde. Sie läuft aber nicht wie die primäre Basalmembran an den Stützpfeilern herab, sie ist zwar meist etwas in die Richtung der Stützpfeiler eingebogen, aber immer mit den peripheren Stützpfeilern einer Gruppe fest verwachsen. Die primäre Basalmembran schien mir meist während dieser Vorgänge einer Rückbildung zu unterliegen, sie wird sehr dünn und ist oft nur als eine gepünktelte Linie erhalten. Es scheint mir auch die plasmatische Verbindung zwischen oberer und unterer Hypodermis wiederhergestellt zu werden (Fig. 30), doch bin ich hinsichtlich der oberen Partien nicht ganz sicher. — Da die Hohlprismenwände zwischen je zwei Zellen abgeschieden werden, ist es nun klar, warum im fertigen Ephippium typischerweise die Wände der Hohlprismen auf eine Verdickung der äußeren Cuticula zulaufen sollen, da ja die Verdickung auch an der Grenze benachbarter Zellen entsteht. Diejenigen Abweichungen von diesem Verhalten, welche sich vielleicht nicht durch eine Zerrung und Verschiebung beim Schneiden erklären lassen, könnte man ja auf Zellteilungen zurückführen, die nach der Bildung der Hohlprismen eintraten. Allerdings muß ich gestehen, daß ich nirgends eine Andeutung dafür fand, daß während der Bildung des Ephippiums Zellteilungen stattfänden, und daß ich mich daher für diese Annahme nicht recht erwärmen kann. Immerhin bleibt in Anbetracht des Umstandes, daß die äußeren Basisflächen der Hohlprismen der Cuticularzone nicht besonders fest angefügt sind und sich oft mehr oder minder von ihr abheben, eine Verschiebung wahrscheinlicher. Man könnte sich auch folgende Erklärung denken. Die Bildung der Hohlprismen beginnt nicht überall zugleich, sondern an bestimmten Punkten früher, an andern später. Wenn nun an einem bestimmten Punkte die Bildung der Hohlprismen begonnen hat, so könnten infolge der durch Abscheidung der Prismen sich einstellenden Volumserweiterung in horizontaler Richtung diejenigen Zellen, welche noch nicht ins Stadium der Hohlprismenbildung eintraten, gegen jene Stellen hin eine Verschiebung erleiden, wo überhaupt keine Hohlprismen gebildet werden. Es wurde ja schon im früheren erwähnt, daß in den unteren, vorderen und hinteren Teilen des Ephippiums, sowie in den Eilogen die Bildung der Hohlprismen unterbleibt und nur eine kompakte Masse von der dort beschriebenen Beschaffenheit abgeschieden wird. Dieser Abscheidung geht in jenen Teilen nur eine ganz unbedeutende Erweiterung des Binnenraumes der Schale voran, die Zellen erscheinen in der charakteristischen quadratischen Gestalt. Eine Abweichung von den normalen Vorgängen findet sich auch in der Partie der Hohlprismen ohne Subcuticularkämmerchen. Die Vorgänge, die sich dort abspielen, sind mir zum Teil in ihrer Bedeutung nicht klar geworden. Es ist hervorzuheben, daß die Bildung der Hohlprismen dort zu allererst beginnt. Die Zellen vergrößern ihr Volumen, ihr Inhalt wird dünner, durchsichtiger, sie quellen gleichsam auf (Fig. 28 rechts), während im normalen Fall die Zellen dergleichen nur unbedeutend oder überhaupt nicht aufweisen. Es bleibt hier auch die plasmatische Verbindung zwischen äußerer und innerer Hypodermis bestehen. An den unteren Enden der hier entstehenden Hohlprismen stellen sich rätselhafte Vorgänge ein, die Zellen scheiden dort nämlich als Fortsetzung der Längswände trichterförmige aber massive Gebilde aus einer mattgrau erscheinenden, zähflüssigen Substanz aus (Fig. 31 *tr*). Die Längswände der Hohlprismen laufen gerade auf den Mittelpunkt dieser Trichter zu, man sieht auch manchmal etwas wie eine Fortsetzung der Prismenwände in die Substanz der Trichter angedeutet. Benachbarte Trichter scheinen an den Seiten ineinander überzugehen, an allen Oberflächen ist ihre Substanz von einem glänzenden Cuticularsaum überzogen, ihr Stiel geht unten in eine horizontale Schicht derselben Masse über (Fig. 31). Der Trichter und die Wand des Hohlprismas zusammen sind so lang wie die Wand eines gewöhnlichen Hohlprismas, so daß die untere innere Basalmembran der normalen Hohlprismen, welche auch an der Basis dieser Gebilde dahinzieht, noch keine Einknickung nach oben zu machen braucht. Während der späteren Entwicklung kommt sie aber dazu, sich nach oben umzubiegen. Man sieht nämlich, daß die diese Trichter bildende Masse, wohl infolge eines vom Innern der Schale aus wirkenden Druckes auf die Basalmembran, in die Hohlprismen eindringt, wobei sie eine Gestaltsveränderung durchmacht. Der Stiel wird kürzer und dicker, dort, wo früher die Einsenkung des Trichters war, ist die Masse in Form mehr oder minder spitziger Fortsätze sogar am weitesten vorgedrungen (Fig. 32 *a*). Indem nun die untere Basalmembran infolge dieses von innen wirkenden, aber mir nicht näher bekannten Druckes bis an die untere Grenze der Hohlprismenwände vorrückt, werden die nach oben zugespitzten Gebilde jener Masse in die Breite gedrückt und verschmelzen miteinander. Ein Übergangsstadium zeigt Fig. 33, das Resultat des ganzen Prozesses (Fig. 5). Die untere Basalmembran muß jetzt, da die Wände dieser Hohlprismen kürzer sind als die der normalen, beim Übergang in diese Partie eine scharfe Knickung nach oben machen, um sich an ihren unteren Enden ansetzen zu können. Der Zweck des ganzen hier geschilderten Vorganges ist mir vollständig rätselhaft. — Es erübrigt noch, über die Bildung des Rückenkieles zu sprechen. Während die äußere Matrix überall bloß aus einer Zellschicht besteht, ist sie unter dem Kiel zu einem vielschichtigen Zapfen verdickt (Fig. 34). Mehr oder minder deutlich sieht man, daß die Vertikalreihen der Zellen gegen den Mittelpunkt der Basis des Zapfens konvergieren. Dieser Zellzapfen scheidet an seiner Außenfläche die Verdickung des Kiels ab. Der verdickte Kiel dient dazu, wie ein elastisches Ligament die beiden Hälften des Ephippiums fest gegeneinander zu pressen. Noch vor der Verdickung des Kiels beginnt sich an beiden Hälften der Schale unter ihrer Mittellinie eine Einknickung bemerkbar zu machen. Fig. 35 stellt den Beginn dieser Einknickung dar (der alte Panzer [*aa*] wurde durchs Schneiden abgehoben, es handelt sich hier um ein Stadium wie in Fig. 16). In Fig. 36 ist die Einknickung vollendet, die Verdickung des Kiels hat schon begonnen (denn die Figur stellt das Stadium dar, in dem die Bildung der Hohlprismen eben anfängt), doch macht sie sich in ihrer Wirkung noch wenig bemerkbar. In Fig. 37 sieht man aber schon deutlich, wie der Kiel die beiden Hälften des Ephippiums gegeneinander biegt. Wenn bei der Ablage des Ephippiums der Zellzapfen aus der Höhlung des Kiels herausgezogen wird, dann biegt sich letzterer vollends zusammen (Fig. 9—11) und bewirkt dadurch das feste Zusammenpressen der beiden Hälften des Ephippiums.

Über die Vorgänge an der Cuticula der inneren Matrix brauche ich nichts zu sagen, sie ist ja nur eine einfache Lamelle, es wird unter der alten Cuticula eine neue mit der früher beschriebenen Struktur abgeschieden.

Die Ablage des Ephippiums.

Die Ablage des Ephippiums findet durch eine Häutung statt. Es wird dabei nicht der ganze nicht umgewandelte Teil der alten Schale von dem durch Ephippialbildung umgewandelten abgetrennt, sondern es bleibt von dem nicht umgewandelten Teil des äußeren Schalenblattes vorn, unten und hinten ein Streifen am Ephippium als farbloser Saum (*b* in Fig. 4). Die innere Cuticula erhält sich nach hinten zu nur, soweit sie in der schon beschriebenen Weise umgewandelt ist, die Enden werden fest zwischen die Hohlprismenpolster des Hinterendes eingeklemmt (Fig. 12). Auch unten und vorn liegt die Grenze, bis zu welcher sich die innere Cuticula erhält, noch innerhalb des Binnenraumes des Ephippiums. Auch dort sind die Lamellen miteinander verklebt. Alle andern Teile der inneren Cuticula und die ganze nicht umgewandelte äußere, den oben erwähnten Saum ausgenommen, werden abgestoßen. — Die Lostrennung des Ephippiums von der übrigen Schale beginnt bereits vor der Abstreifung der letzteren, ich fand öfter Tiere, bei welchen das Ephippium mit seinem Vorderende schon bedeutend über die Rückenlinie des Tieres herausragt, das Herabziehen des Ephippiums von der unter ihm angelegten neuen Schale vollzieht sich nämlich nach hinten und unten, deshalb muß sich das Vorderende über die Rückenlinie erheben.

Mit der Ablage ist die Entwicklung des Ephippiums vollendet. Im Laufe weiterer Untersuchungen, die ich auch auf andre Formen auszudehnen gedenke, wird sich obige Darstellung manche Ergänzung, ja vielleicht Berichtigung gefallen lassen müssen. Ich glaube, daß es mir niemand wird verdenken können, wenn bei dem nahezu ersten in der Richtung durchgeführten Anschnitt dieses Gebiets einiges rätselhaft blieb, einiges vielleicht falsch aufgefaßt wurde. Man muß nur die Kleinheit der zu beobachtenden Objekte berücksichtigen, die stets die Anwendung von Immersionen erfordert, die relativ schlechte Schneidbarkeit des Ephippiums, und auch den nahezu vollständigen Mangel einer für diesen Zweck brauchbaren Literatur. — Daß bei den einzelnen Formen Verschiedenheiten in der Bildung des Ephippiums auftreten, läßt sich von vornherein erwarten. Ich zog nur hier und da *Simocephalus vetulus* Schoedler zum Vergleich heran, und kam schon bei dieser ganz oberflächlichen Untersuchung desselben auf Unterschiede. Es ist nur eine Eiloge da, die Hohlprismen haben nirgends Subcuticularkämmerchen über sich, sie treten überhaupt nur in der unteren Hälfte des Ephippiums auf, die obere Hälfte wird von einer Wand begrenzt, die noch am ehesten der Eilogenwand von *Daphnia hyalina* entspricht, die Wände der Hohlprismen zeigen eine querrunzelige Struktur usw. Davon hoffe ich später einmal berichten zu können. (Besonders von *Moina* erwarte ich viel.)

Methode.

Bezüglich der Methode muß ich sagen, daß ich mit schwachen Färbungen mit Delafields Hämatoxylin und Einschluß in Glycerin noch die besten Erfahrungen machte. Die plasmatischen Teile sind dann schwach blau, während die chitinösen als grüngelbe, glänzende Linien zwischen den plasmatischen Teilen hindurchziehen. Als Schnittdicke für feinere Untersuchungen sind am besten 5 μ zu wählen, für Übersichtspräparate 10—12 μ. Einbettung in sehr hartes Paraffin empfiehlt sich.

Literatur.

Als Literatur über das Ephippium wären zu erwähnen:

1876. Claus, Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandten Cladoceren. In: Diese Zeitschr. Bd. XXVII.

1860. LEYDIG, Naturgeschichte der Daphniden.
1901. LILLJEBORG, Cladocera Sueciae. In: Nova acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser. III. Vol. XIX.
1857. LUBBOCK, An account of the Two Methods of Reproduction in Daphnia and of the structure of the Ephippium. In: Philos. Transact. 1857.
1899a. SCOURFIELD, The winter egg of a rare water-flea (Leydigia acanthocercoides Fischer. In: Journ. Quekett Micr. Club. Vol. VII. p. 171—179. T. 11.
1901b. —— The Ephippium of Bosmina. Ibid. Vol. VIII. p. 51—56. T. 6.
1902c. —— The Ephippia of the Lynceid Entomostraca. Ibid.
1859. F. A. SMITT, Sur les Éphippies des Daphnies. In: Nova acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser. 3. Vol. III.
1876a. WEISMANN, Zur Naturgeschichte der Daphnoiden. I. In: Diese Zeitschr. Bd. XXVII. (Wichtig wegen Mitteilung über Schalenbildung.)
1877b. —— Zur Naturgeschichte der Daphnoiden. II., III., IV. Ibid. Bd. XXVIII.

Mehr diesbezügliche Arbeiten sind mir nicht bekannt geworden.

Von diesen Arbeiten konnte ich für meinen Zweck nahezu nichts brauchen, da sie sich größtenteils mit der Form, Farbe, Stachelbesatz des Ephippiums, der Anzahl der in ihm eingeschlossenen Eier u. dgl. befassen. Sie besprechen allerdings auch den Bau des Ephippiums, unterscheiden eine innere und äußere Lamelle mit verschiedener Struktur und heben hervor, daß das Ephippium nichts andres als ein umgewandelter Schalenteil sei, doch wurde meist mit sehr schwachen Vergrößerungen gearbeitet, so daß vom feineren Bau des Ephippiums natürlich nichts gesehen wurde. Außerdem standen ja einem Teil der genannten Forscher die zu einer feineren Untersuchung unbedingt nötigen Hilfsmittel wie Mikrotome u. dgl. nicht zur Verfügung, die übrigen Autoren hatten wieder das Ephippium nicht zum Hauptuntersuchungsobjekt gewählt, sondern machen nur so mehr gelegentliche Angaben, man wird sich daher nicht wundern dürfen, wenn die Arbeiten das Thema nicht erschöpfen.

Von den für mich wichtigeren Angaben in den einzelnen Schriften erwähne ich zunächst LUBBOCKS richtige Beobachtung über die Häutungen bei *Daphnia*, für die er auch Abbildungen bringt. Auch beobachtete er, daß schon vor der Abstreifung des alten Panzers die Lostrennung des Ephippiums von dem übrigen Teil des Panzers beginnt. SMITT spricht schon von »cellules sexangulaires« in der äußeren Wand des Ephippiums, welche nur gegen die Mitte zu deutlich sind, am Rande aber nicht, er weiß auch schon, daß im Kiel des Ephippiums eine Höhlung vorhanden ist usw., doch finden sich auch ganz falsche Angaben, so sagt er z. B., daß der »test extérieur« und der »test intérieur à peu près conforme à l'autre« ist! Die

Angaben LEYDIGS sind für die vorliegende Frage ohne Bedeutung, bei LILLJEBORG finden sich Angaben über die Häutung. Was SCOURFIELDS Arbeiten anbelangt, so bekam ich sie durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. STEUER (derzeit in Triest) zu Gesicht. Was Feststellung des feineren Baues anbelangt, erhebt sich diese Arbeit wohl etwas über das Niveau der älteren. Er wendet auch stärkere Vergrößerungen an als die früheren Autoren, und bringt eine Abbildung, die darauf hinweist, daß er etwas von Stützpfeilern u. dgl. sah, doch hat er die Sache nicht genauer untersucht, da die Abbildung oberflächlich ist und nur Andeutungen des Baues enthält. Noch am ehesten konnte ich die Arbeiten von CLAUS und WEISMANN brauchen. CLAUS sah wenigstens, daß sich die äußere Hypodermis »zu dicht gedrängten Zylinderzellen« ausbildet, er geht auch genauer auf die Struktur der Innenlamelle des Ephippiums ein. Freilich sind auch seine Angaben noch sehr unvollständig, zum Teil unrichtig. Besonders die äußere Wandung des Ephippiums kommt ziemlich schlecht weg, er unterscheidet nur »peripherische Felder mit fein poröser Skulptur« und »eine viel stärker verdickte zentrale Partie des Sattels, die sich an jeder Schalenfläche durch die tiefen Gruben ihrer Facetten auszeichnet«.

Am weitesten kam eigentlich WEISMANN, denn er erwähnt in dieser Zeitschr., Bd. XXVIII, S. 175 einen »aus sechsseitigen Zellräumen gebildeten, später mit Luft sich füllenden Schwimmgürtel«. Ganz besonders aber waren mir seine Angaben über Bildung der Schale bei Daphnien (Bd. XXVIII) und die Abbildung, die er von der sich bildenden Schale von *Leptodora* gibt (Bd. XXVII), wertvoll, da sie mir erst den Bau der Schale verständlich machten.

Innsbruck, den 18. November 1904.

Nachtrag.

Ganz kurze Zeit vor Einsendung meiner Untersuchung zum Druck kam mir die im Biolog. Centralbl., Bd. XXIV, Nr. 20—23 erschienene Publikation des Herrn Dr. MAX WOLFF in Jena: »Studien über Cuticulargenese und -Struktur, und ihre Beziehungen zur Physiologie der Matrix. I. Das Ephippium von *Daphnia pulex*« zu. Leider konnte ich deshalb in meiner bereits fertigen Arbeit keine Rücksicht mehr auf jene Publikation nehmen, mußte übrigens die damals noch ausständigen Fortsetzungen abwarten und will nun in einem Nachtrag mein Verhältnis zu jener Arbeit darlegen. Die Unterschiede unsrer Resultate erklären sich wohl zum Teil daraus, daß wir verschiedene Species der Gattung *Daphnia* als Untersuchungsobjekt hatten, in manchen Punkten aber, glaube ich, dürften die Unterschiede der beiden Species sicherlich nicht so groß sein wie die Unterschiede unsrer Ergebnisse. Bestätigen muß ich WOLFFS Angabe, daß die äußere Oberfläche des Ephippiums keine Poren trägt, dagegen reichlich die Wände jener Gebilde, die ich als Hohlprismen bezeichnete. Nicht beistimmen könnte ich, wenn man seine Ansicht, daß das Ephippium nichts andres als eine Angliederung an die erhaltenbleibende äußere Cuticula der alten Schale sei, auf meine Form anwenden wollte. Dem widerspricht vor allem meine Fig. 26, dann auch die genaue Beobachtung der Entwicklung dessen, was WOLFF für die äußere Cuticula der alten Schale hält, und was wohl mit der äußeren Begrenzung meiner Subcuticularkämmerchen (Fig. 1—3 *d*) identisch ist. Er gesteht selbst, daß ihm für das Detail der histogenetischen Vorgänge das Material mangelte; nun, daß man in einer zum großen Teil auf Anschauung gegründeten Wissenschaft bei bloßer »Reflexion« auch manchmal irren kann, ist wohl selbstverständlich. Da glaube ich nun, daß sich vielleicht auch bei seiner mit der meinigen sicher sehr nahe verwandten Form so ähnliche Vorgänge abspielen, wie die von mir geschilderten, und daß er wegen des Mangels an Material solche Präparate einfach nicht bekam. In diesem Falle könnte man ihm nicht den geringsten Vorwurf machen, denn seine Ansicht wäre ja von vornherein ganz plausibel, doch muß jedenfalls die Hypothese weichen, sobald sie mit der Erfahrung in Widerspruch tritt. Als eine Bekräftigung für diese meine Ansicht erscheint mir, daß in seiner Fig. 5 die Längswände der Hohlprismen auch auf jenen Punkt der angeblichen äußeren Cuticula der alten Schale hinlaufen, der der »Verdickung« in der äußeren Begrenzung meiner Subcuticularkämmerchen entspricht. Die großen weißen Flecke in den Längswänden der Hohlprismen in seiner Fig. 5 scheinen mir nicht den Durchbohrungen selbst, sondern den von mir in den Längswänden beschriebenen stark lichtbrechenden Feldern, die erst die als feine schwarze Punkte erscheinenden Poren tragen, zu entsprechen. Man müßte da Glycerinpräparate untersuchen, es wäre nämlich bei in Kanadabalsam eingebetteten Präparaten eine Täuschung infolge des starken Lichtbrechungsvermögens des Balsams möglich. Dort, wo Subcuticularzone und Hohlprismenzone aneinandergrenzen (d. h. bei meiner Form), müssen bei *Daphnia pulex* große Unterschiede gegenüber *Daphnia hyalina* vorliegen, denn für diesen Punkt lag Herrn Dr. Wolff Material vor und ich habe, da ich aus seiner Publikation ersehe, daß er sicher ein exakter und ins Detail eingehender Mikroskopiker ist, nicht den geringsten Grund, an seinen Angaben zu zweifeln, anderseits habe auch ich so klare Bilder bekommen, daß ich unmöglich an einen Irrtum meinerseits glauben kann. Für das »Gerüstwerk« an der Basis der Hohlprismen finde ich bei meiner Form kein Homologon. Wenn sich dasselbe nur in den Eilogen und an den vorderen, hinteren und unteren Rändern des Ephippiums fände, wäre ich geneigt, es mit der dort von mir beschriebenen »stark facettierten kompakten Masse mit zahlreichen welligen Linien« in Beziehung zu bringen, da sich aber das »Gerüstwerk« auch an der Basis der normalen Hohlprismen findet, muß es sich um eine meiner Form fehlende Einrichtung handeln, denn bei *Daphnia hyalina* tritt in den unteren Partien der Längswände bloß die Änderung auf, daß die Felder mit den Poren kleiner und rundlicher werden (Fig. 1). Was die von Wolff auf S. 207 aufgezählten Schichten der späteren Schale anbelangt, so wäre diesbezüglich von Wichtigkeit zu wissen, ob er sich überzeugt hat, ob nicht etwa eine oder die andre dieser Schichten der neuen Schale als eine »innere untere Basallamelle«, wie in meiner Fig. 1 *c* auch im abgelegten Ephippium an der inneren Basis der Hohlprismen sitzen bleibt. Ist der Autor an Schnitten durchs abgelegte Ephippium zur Ansicht gekommen, daß man von zwei Blättern des Ephippiums nicht reden kann (S. 706)? — Ich gebe zu, daß bei der auf S. 707 erwähnten Zersetzung der »Ausschwitzung« in den Kammern Gasbildung stattfinden kann, ich möchte aber doch daran zweifeln, daß die Füllung des Ephippiums nur dadurch zustande kommen sollte. Wie mein ganz einfacher Versuch zeigt, ist eine viel natürlichere Erklärung durch Eindringen der Luft von den Eilogen aus möglich. Bezüglich des auf S. 716 zitierten Ausspruches von Lampert verweise ich darauf, was ich am Schluß des zweiten Teiles, »Füllung des Ephippiums mit Luft«, äußerte. Weiters bin ich der Ansicht, daß die Tiere aktiv an die Oberfläche steigen, um das Ephippium abzulegen (wie ja alle Tiere die Eier dorthin legen, wo die Lebensbedingungen für die letzteren günstig sind), und nicht passiv durch in den Hohlprismen vorhandene Luft hinaufgetrieben werden. Die Beobachtung, daß Tiere, die im Ablegen des Ephippiums begriffen und mit der Luft in Berührung gekommen sind, nicht mehr imstande sind unterzutauchen, ohne das Ephippium zuvor abgelegt zu haben, kann man auch durch Adhäsion von Luft in den »Vertiefungen« erklären. (Das läßt sich auch leicht am lebenden Tier experimentell nachweisen.) Der Rückenkiel bei *Daphnia pulex* scheint von dem bei meiner Form auch teilweise abzuweichen, teilweise aber mit ihm übereinzustimmen. Die von WOLFF für die Entwicklung des Ephippiums auf S. 713 und 714 angegebenen Vorgänge sind von denen bei meiner Form so abweichend, daß ich mir über sie kein Urteil erlaube. Rückhaltslos gebe ich zu, daß WOLFFS Publikation der meinigen in Hinsicht auf die Histologie der Matrix selbst bedeutend überlegen ist, da ich diesem Punkt gar keine Aufmerksamkeit schenkte. Dies und noch einige genaue Angaben, die ich hier nicht erwähnte, machen WOLFFS Publikation sicher zu einer sehr wertvollen. — Die von WOLFF auf S. 722 beschriebene »Zwischenwand« ist ohne Zweifel mit meiner »primären Basalmembran« identisch, doch möchte ich hier entschieden an einen Irrtum des Autors glauben. Er spricht von einfachen fensterartigen Durchbrechungen der »Zwischenwand«, durch welche die Stützpfeiler hindurchtreten. Diese Ansicht hatte ich im ersten Augenblick auch, doch nach gründlicher Untersuchung mußte ich sie bald fallen lassen und mich der in meiner Publikation vertretenen zuwenden, die sich ja übrigens mit WEISMANNS Angaben über die Schalenbildung so schön in Einklang bringen läßt. Auch die auf S. 721 zitierte Angabe von LEYDIG, daß die »Stützfasern« wenigstens zum Teil hohl sind, stimmt ja vortrefflich mit meinem Befund, wobei nur zu bemerken ist, daß LEYDIG das, was ich Stützpfeilergruppe (Stützpfeiler s. str. + membran. Zylinder + plasmat. Verbindung) nenne, als Ganzes »Stützfaser« nannte. Der Hohlraum, von dem da die Rede ist, ist natürlich jener des membran. Zylinders. Wie der Autor zu seinem vorhin erwähnten Irrtum kam, und wie es kam, daß ihm, wie mir scheint, die Lösung der Stützpfeilergruppenfrage nicht gelang, kann ich mir leicht vorstellen. Er sagt, er habe als Schnittdicke 1 und $2^1/_2$ μ gewählt. Nun, so dünn schnitt ich anfangs auch, für die Klarlegung der Histologie der Matrix selber ist ja das direkt notwendig, doch für die übrigen Bestandteile ist es zu dünn. Ich bekam an so dünnen Schnitten eben auch solche Bilder, wie seine Fig. 3 und 5, in welchen die Stützpfeilergruppen ganz in Fransen gingen (z. B. in WOLFFS Fig. 3 sieht man keine Spur von einer chitinösen Stützfaser) und auch die primäre Basalmembran manchen derben Riß erlitt.

Man muß sich nur vor Augen halten, wie zart und spröd die in der Stützpfeilergruppe vorhandenen chitinösen Stützfasern, und wie wenig sie gegen Bruch geschützt sind, da sie, nur oben und unten befestigt, in der Mitte bloß von dem membranösen Zylinder und dem Plasma gestützt werden. Man muß sich wundern, daß so zerbrechliche Gebilde 5—6 μ vertragen.

Innsbruck, am 2. Dezember 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI und XXVII.

Fig. 1. Schnitt durch die äußere Wandung des Ephippiums (Normalschnitt auf die Längsachse), sehr stark vergrößert. *a*, Hohlprismen (mit gefelderten Wänden, in den Feldern Poren); *b*, innere obere Basisflächen der einzelnen Hohlprismen; *c*, gemeinsame, einheitliche innere untere Basallamelle aller Hohlprismen; *e*, obere (d. h. äußere) Basisflächen der Hohlprismen; *d*, Zone der Subcuticularkämmerchen; *v*, die Verdickungen der äußeren Begrenzung dieser Kämmerchen.

Fig. 2. Sekundäre Kämmerchen in den Verdickungen der äußeren Begrenzung der Subcuticularkämmerchen. *u*, untere Begrenzung dieser Kämmerchen; *a*, *e*, *d*, *v* wie in Fig. 1.

Fig. 3. Die äußeren Basisflächen (*e*) der Hohlprismen heben sich von der Zone der Subcuticularkämmerchen ab. *z*, ins Subcuticularkämmerchen vorspringender Zapfen der Verdickung *v*; *a*, *e*, *d*, *u* wie in Fig. 1 und 2.

Fig. 4. Schema des Ephippiums in der Seitenansicht, schwach vergrößert. *ei*, Eilogen; *a*, Stelle, wo sich abweichend gebaute Hohlprismen ohne Subcuticularkämmerchen finden; *b*, nicht umgewandelter Teil der äußeren Cuticula, als farbloser Saum am Ephippium sitzen bleibend; *ss*, Linie, hinter der die Innenlamelle des Ephippium umgewandelt ist; *k*, Kiel; *st*, Stachel; *aa*, Richtung des in Fig. 9 dargestellten Schnittes.

Fig. 5. Übergang der normalen Hohlprismen in die abweichenden. *m*, kompakte Masse, den unteren Teil der abweichenden Hohlprismen ausfüllend; *v*, *c* wie in Fig. 1.

Fig. 6. Das Flechtwerk, in das sich die untere Begrenzung der Subcuticularkämmerchen (*u* in Fig. 2) beim Übergang in die abweichenden Hohlprismen auflöst.

Fig. 7. Schnitt durch den Unterrand des Ephippiums (normal auf die Längsachse des Ephippiums). *f*, kompakte, facettierte Masse, in welche die Hohlprismen übergehen; *l*, farblose, unveränderte Lamelle der äußeren Cuticula (identisch mit *b* in Fig. 4); *a* wie in Fig. 1.

Fig. 8. Horizontalschnitt durchs Ephippium, schwach vergrößert. *a*, äußere Wandung; *b*, innere Wandung; *c*, verklebte Vorderränder der inneren Wandung.

Fig. 9—11. Normalschnitte auf die Längsachse des Ephippiums, schwach vergrößert. Fig. 9 in der Richtung der Linie *aa* in Fig. 4 verlaufend, Fig. 10 eine Eiloge treffend, Fig. 11 unmittelbar hinter der zweiten Eiloge, noch vor

der Linie *aa* in Fig. 4 verlaufend. *a*, äußere Wandung; *b*, innere Wandung; *ei*, Winterei; *c*, Eimembran.

Fig. 12. Horizontalschnitt durchs Hinterende des Ephippiums, Einklemmung der Innenlamelle *b* zwischen die Hohlprismenpolster der äußeren Wandung *a* zeigend (zum Teil schematisch).

Fig. 13. Rückenkiel. *a*, dünne, dunkelbraune Schicht der äußeren Cuticula, der Verdickungsmasse (blau gefärbt) des Kieles aufliegend.

Fig. 14. Nicht verdickter Kiel im Vorderteil des Ephippiums.

Fig. 15. Schema der Daphnienschale bei der Vorbereitung zur Ephippialbildung, die äußere Cuticula wurde weggelassen. *s*, Stützpfeiler; *a*, zwischen die Stützpfeilergruppen eingeschaltete Zellen; *b*, deren Basalmembran, die membranösen Hohlzylinder (*c*) bildend und unten (bei *b'*) die innere Hypodermis (*i*) gegen das Lumen der Schale abgrenzend; *ic*, innere Cuticula.

Fig. 16. Erstes Stadium der Ephippialbildung. *a*, äußere, *i*, innere Cuticula des alten Panzers; *a'*, Anlage der äußeren Begrenzung der Subcuticularkämmerchen; *i'*, Anlage der inneren Wandung des Ephippiums; *b*, primäre Basalmembran; *c*, sekundäre Basalmembran; *d*, Cuticularsäume; *e*, Stelle, wo sich die Seitenfläche einer Zelle vom Stützpfeiler abhebt.

Fig. 17—22. Verschiedene Entwicklungsstadien der äußeren Begrenzung der Subcuticularkämmerchen (schematisch). *a*, Verdickungen der zähflüssigen Masse; *b*, deren Verdünnungen, den Scheitel der Zellen bedeckend; *e*, einheitliche, unter der Verdünnung gelegene Bucht in der inneren Begrenzungslinie der zähflüssigen Masse; *c*, Einschnitt, von außen in die Verdickung *a* eindringend; *d*, Höcker, der die einheitliche Bucht *e* in zwei Buchten, *f* und *g* (letztere größer) zerteilt; *n*, Zellkerne.

Fig. 23. Einengung der größeren Bucht *g*; *d*, dünnere Begrenzung derselben; *a*, *f* wie in Fig. 17—22.

Fig. 24. Stadium mit gleich großen Buchten *g* und *f*; *v*, Außenseite der Verdickungen *a*.

Fig. 25. Stadium des erweiterten Spaltes (*s*). *b*, innere Basis des Spaltgrundes; *a*, *v* wie in Fig. 24.

Fig. 26. Stadium, in dem die zähflüssige Masse *b*, welche die Anlage der oberen Begrenzung der Subcuticularkämmerchen vorstellt, in die äußere Cuticula des alten Panzers (*a*) wie in eine Form hineingepreßt wird. *i*, innere Cuticula des alten Panzers; *i'*, Innenlamelle des Ephippiums.

Fig. 27. Oberes Ende eines Stützpfeilers, stark vergrößert.

Fig. 28. Links: Erweiterung des Binnenraumes der Schale durch Verlängerung der Stützpfeiler (*s*). *c*, sekundäre Basalmembranen; *d*, Cuticularsäume; *b*, primäre Basalmembran. Rechts: Bildung der Hohlprismen ohne Subcuticularkämmerchen; *w*, deren eben ausgeschiedene Wände.

Fig. 29. Bildung der Hohlprismen. *a*, bereits gebildete Teile derselben; *b*, primäre Basalmembran; *b'*, sekundäre Basalmembran; *d*, Cuticularsäume; *d'*, Zone der Subcuticularkämmerchen; *i*, innere Cuticula; *s*, Stützpfeiler.

Fig. 30. Stadium nach der Fertigstellung der Hohlprismen. *a*, Hohlprismen (schematisch); *b*, primäre Basalmembran; *c*, sekundäre Basalmembran; *i*, innere Wandung des Ephippiums.

Fig. 31. Trichter (*tr*) aus einer zähflüssigen Substanz, in die die Längswände (*w*) der Hohlprismen ohne Subcuticularkämmerchen übergehen.

Fig. 32. Gestaltsveränderung der »Trichter« in Fig. 31 und Beginn der

Einpressung ihrer Substanz in die Hohlprismen. *a*, spitzige Fortsätze der Substanz; *w* wie in Fig. 31.

Fig. 33. Übergangsstadium von Fig. 32 zu Fig. 5, die Masse der »Trichter« schon breit gedrückt und nahezu vollständig verschmolzen.

Fig. 34. Vielschichtiger Zapfen, der den Kiel bildet.

Fig. 35. Einknickung der Schale unter ihrer Mittellinie. *aa*, äußere Cuticula des alten Panzers; *a*, Anlage der äußeren Wandung des Ephippiums; *i*, die aneinander liegende innere Cuticula der alten Schale und des in Bildung begriffenen Ephippiums (schematisch).

Fig. 36. Vollendung der Einknickung der Schale. *a*, äußere Wandung; *i*, innere Wandung des in Anlage begriffenen Ephippiums (schematisch).

Fig. 37. Der Kiel (*k*) beginnt die beiden Hälften des Ephippiums gegeneinander zu biegen. *a*, äußere, *i*, innere Wandung des Ephippiums.

Fig. 38. (Nach WEISMANN.) Bildung der Schale von *Leptodora*.

Beobachtungen an Arcella vulgaris.

Von

Dr. phil. **E. Martini**, cand. med.
(Rostock.)

Mit Tafel XXVIII—XXX.

Als ich im vorigen Sommer auf Rat von Herrn Prof. HERTWIG im zoologischen Institut zu München Studien über die Lebensweise der Nuclearien machte, traten in meinen Kulturen, die von solchen des Herrn Prof. HERTWIG abgezweigt waren, zahlreiche sechskernige Arcellen auf. Bei meiner Rückkehr von einem kurzen Pfingstausfluge fand ich zu meiner Verwunderung mehrere Cysten vor und bemerkte bald auch Arcellen, die, noch nicht encystiert, doch bedeutend von dem gewöhnlichen Aussehen abwichen, besonders einen im Verhältnis zur Schale auffallend kleinen Weichkörper zeigten. In ihnen vermutete ich bald Vorbereitungsstadien für die Encystierung, besonders da die täglich noch zunehmende Zahl der Cysten bewies, daß ihr Bildungsprozeß noch fortdauere. Ich beschloß daher zunächst die Untersuchung der Nuclearien aufzugeben und mich den Arcellen zuzuwenden. Leider trafen mich dabei verschiedene widerwärtige Umstände, die mich verhinderten, mehr zu beobachten, als, was ich jetzt, so wie es ist, der Öffentlichkeit übergeben muß, da meine medizinischen Studien mir zu einem weiteren Ausbau der Arbeit nicht mehr Zeit lassen.

Besonders warm möchte ich an dieser Stelle Herrn Professor R. HERTWIG danken, daß er meinen Untersuchungen ein so lebhaftes Interesse entgegengebracht hat und mir, wo ich ihrer bedurfte, seine Unterstützung geliehen. Für manche technische Belehrung und Förderung spreche ich auch den Herren Dr. SCHEEL und Dr. NEHRESHEIMER meinen besten Dank aus, für das letztere auch nicht minder herzlich meinem Freunde Dr. F. GRAHL.

Das genauere Studium des größeren Teils der Präparate, sowie die Ausarbeitung der gewonnenen Resultate geschah hier in Rostock, wo mir Herr Prof. SEELIGER in liebenswürdigster Weise die Hilfsmittel des zoologischen Instituts zur Verfügung stellte. Ich möchte daher nicht unterlassen, hierfür und für das freundliche Interesse, das meinen Bemühungen auch von Herrn Professor Dr. WILL entgegengebracht wurde, meinem warmen Danke Ausdruck zu geben.

Über mein Material, soweit es das Studium der Encystierung betrifft, enthält das einleitend Gesagte schon das Wesentliche, und es geht daraus hervor, daß ich die genaue Herkunft meiner Arcellen nicht angeben kann. Es mag noch folgendes das Obige ergänzen. In wenigen Tagen hatte sich die größte Zahl der Arcellen encystiert, so daß ich nur noch einzelne vegetative Stadien in den Urschälchen traf. Dieselben vermehrten sich in allen Gläsern, wenn auch wenig lebhaft. Ungefähr einen Monat später trat dann nochmals eine Periode der Encystierung ein, die ebenfalls in kurzer Zeit ablief. Obwohl ich später einige leere Cysten fand, ist es mir doch nie gelungen, das Ausschlüpfen des Inhaltes direkt zu beobachten. Auch während meines kurzen Aufenthaltes in Rostock im Herbst vorigen Jahres hatte ich leider nicht mehr Glück. So mußte ich den Rest des Materials etwa drei Monate nach dem Beginn der Encystierung abtöten, da ich im Winter durch Ableistung meiner militärischen Dienstpflicht an weiteren Beobachtungen verhindert wurde.

Besonders zu Dank bin ich Herrn Prof. HERTWIG noch dafür verpflichtet, daß er mir eine Reihe von Präparaten des zoologischen Instituts, die von Herrn E. SCHUSTER angefertigt waren, zur Untersuchung überlassen hat, sowie für einige erläuternde Skizzen dieses Herrn. Diese Präparate boten mir, die Cystenentwicklung betreffend, einige interessante Stadien, besonders aber haben sie mir über die Degenerationserscheinungen recht wertvolle Aufschlüsse gegeben, wie ich weiter unten betonen werde.

Das Material für denjenigen Abschnitt meiner Arbeit, in welchem ich einige Beobachtungen über die aus dem extranucleären Chromatin sich bildenden Sekundärkerne mitteilen will, stammt auch aus der Nähe von München. Ich fand es in zwei Glashäfen, die einige Zeit vorher mit Schlamm, Kraut und zahlreichen andern Protozoen usw. aus der Umgegend geholt waren und bereits eine Zeitlang im Institut gestanden hatten. Auch hier kann ich also über den Fundort Näheres nicht angeben.

Endlich möchte ich über die Methode noch das Nötige sagen.

Am lebenden Objekt habe ich wenig beobachtet, da es mir bei der meist ziemlich dunkelbraunen Farbe der Schale nicht gelang, auf diese Weise deutliche Bilder von den Vorgängen im extranucleären Chromatin zu gewinnen. Um dies zu erreichen, habe ich die Arcellen mit Pikrinessigsäure fixiert, mit Boraxkarmin gefärbt, mit salzsaurem Alkohol differenziert und in Balsam eingeschlossen. Hierbei lagern sich ja die Arcellen fast stets so, daß ihre konvexe Seite nach oben sieht, nehmen also eine für die Beobachtung günstige Stellung an. Da sich aber herausstellte, daß die Cysten bald für Boraxkarmin und die andern üblichen Farbstoffe undurchlässig werden, sah ich mich genötigt von diesen Stadien Schnitte anzufertigen. Bei der Vorbereitung zum Schneiden schrumpften aber die Objekte sehr stark, wenigstens teilweise, ein Übelstand, dem abzuhelfen ich bei der Kürze der Zeit ein Mittel nicht mehr gefunden habe. Auch Vorbereitungsstadien, von denen mir aber nur ein knappes Material zur Verfügung stand, sowie normale Arcellen zerlegte ich in Schnittserien, um zum Vergleiche das Nötige an der Hand zu haben. Die Färbung der Schnitte geschah im allgemeinen nach der HEIDENHAINschen Eisenalaun-Hämatoxylinmethode, einige wurden auch mit Boraxkarmin oder DELAFIELDschem Hämatoxylin gefärbt.

Über die Encystierung von Arcella.

Über die Encystierung von *Arcella* finde ich zuerst eine Mitteilung bei HERTWIG und LESSER (1874). Diese Forscher haben fertige Cysten beobachtet. »Die kugelrunde Cyste lag innerhalb der Schale, dicht an der Mündung derselben, deren Durchmesser sie um weniges übertraf. Ihr grobkörniger dunkler Inhalt machte es uns unmöglich uns von der An- oder Abwesenheit von Kernen zu überzeugen, ebenso blieb uns die Art ihrer Weiterentwicklung unbekannt.« Dasselbe gibt HERTWIG in seiner Arbeit von 1899 an. Ich möchte gleich hier bemerken, daß bei den von mir untersuchten Cysten der der Hauptachse der Schale entsprechende Durchmesser der Cyste stets etwas verkürzt war. Auf die übrigen Angaben, die HERTWIG betreffend die feineren Vorgänge in der Cyste und bei deren Ausschlüpfen macht, möchte ich erst weiter unten eingehen. Auch über die Encystierung andrer Monothalamen haben wir zahlreiche Nachrichten. PENARD bleibt (1890) bei der allgemeinen Besprechung dieser Verhältnisse für die Rhizopoden wesentlich bei einer Erörterung der Cystenhüllen und Diaphragmen stehen und gibt nur an, im allgemeinen diene diese Encystierung nicht der Vermehrung. In seinen Tafeln finden wir aber zahlreiche Cysten der verschiedensten Rhizopoden dargestellt. Leider geben die Figurenerklärungen über den Bau derselben nur selten Näheres an, ebenso wie sich im systematischen Teil nur selten Bemerkungen zu diesen Abbildungen finden. Auch Objekte kurz vor der Encystierung sehen wir hier. Die Arbeit dieses Forschers über die Rhizopodenfauna des Genfer Sees (1902) sowie BLANCS Schrift über die Difflugien desselben Beckens (1892) waren mir leider nicht zugänglich. Nachrichten über Cysten einzelner Rhizopoden finden wir für die Nebeliden bei TARANEC (1882), der auch über den feineren Bau einiges angibt. Eine Cyste von *Nebela collaris* bespricht PROWAZEC im V. Bd. d. Zeitschr. f. angew. Mikr. (1900), von demselben Verfasser finden wir (1900b) die Zeichnung einer Euglyphencyste. Von *Difflugia elegans* und *acuminata* bildet RHUMBLER (1896) Cysten ab, die für uns aber weniger Interessantes zeigen als die Zeichnungen der beiden vorigen Forscher. Etwas nähere Angaben finden wir bei SCHAUDINN (1903) über die Vorgänge bei der Encystierung von *Centropyxis aculeata*, daß nämlich vor der Cystenbildung die Nahrungsstoffe ausgestoßen, die Chromidien aber gleichmäßig durchs Plasma verteilt werden. Leider erfahren wir über die Vorgänge in der Cyste nichts. Ebenso ist es bei *Chlamydophrys stercorea*. Auch über die Encystierung einer Amöbe berichtet derselbe Forscher (l. c.) und macht hier über die Kernverhältnisse Angaben durchaus neuer Art, die wir weiter unten zum Vergleich mit *Arcella* heranziehen werden. Die Encystierung nach der Vereinigung von Gameten, die in SCHAUDINNS Arbeit mehrfach besprochen wird, ist natürlich mit den übrigen bisher erwähnten Vorgängen nicht in Parallele zu stellen. Als eine zweite Arbeit, welche die Encystierung einer Amöbe genau verfolgt, die einzige, welche mit reichlichen Figuren versehen ist, möchte ich gleich hier auf SCHEELS Abhandlung über die Encystierung von *Amoeba proteus* (1899) verweisen. Auch sie wird uns später zum Vergleich wichtig sein.

Einige ältere Arbeiten, so die SCHNEIDERS von 1854, sind so schwer richtig zu beurteilen, daß ich dieselben nicht gern in der folgenden Arbeit verwerten möchte.

1. Erste Vorbereitungen zur Encystierung.

Meinen eignen Beobachtungen über die Encystierung möchte ich die Darstellung der normalen Verhältnisse bei der denselben zugrunde liegenden Arcellenform voranstellen. Sie ist in Fig. 1 *a*—*c* dargestellt und besitzt, wie bereits gesagt, sechs Kerne. Diese sind im randständigen Chromidialnetz in etwa gleichen Abständen voneinander angeordnet.

Der Kern (vgl. Fig. 1 *d*) stellt sich in Boraxkarminpräparaten als eine schwach rot gefärbte Blase dar. Seine Größe beträgt 0,012—0,015 mm. Er enthält meist mehrere Nucleolen und weicht schon dadurch von den Kernen der von Hertwig (1899) behandelten zweikernigen Arcellen ab. Vielfach scheint auf den ersten Blick nur ein großer Nucleolus von 0,003—0,007 mm Durchmesser vorhanden zu sein. Ebenso oft jedoch bemerkt man mehrere (drei, vier oder mehr) untereinander annähernd gleich große Nucleolen, deren Durchmesser ich in einem solchen Falle zu 3,6, 3 und 3 μ bestimmte. Doch auch in den Fällen, wo nur ein großer Nucleolus auffällt, findet man neben ihm kleine Nucleolen, meist in großer Zahl, von etwa 0,6—1,5 μ Durchmesser. Zwischen letzteren und den größten Kernkörperchen, welche ich gefunden, habe ich jedoch alle Übergänge beobachten können. Betrachtet man die großen Nucleolen genau, so findet man, daß ihr Rand dunkler gefärbt erscheint als die Mitte. Dies dürfte darauf beruhen, daß sich im Innern feine hellere Bläschen von etwa 0,5 μ Durchmesser nachweisen ließen, die durch dunkelrote Scheidewände von etwas geringerer Dicke getrennt werden und an der Oberfläche eine den letzteren ungefähr gleich dicke dunkle Randschicht freilassen. Eine reticuläre Struktur kann ich daher bei diesen Kernen nicht annehmen, wie ich auch die undeutliche Körnelung bei ihnen nicht gefunden habe. Es ist somit das Innere des kugeligen Nucleolus in seiner Gesamtheit heller gefärbt als die äußerste Schicht der Kugel, woraus die oben erwähnte Erscheinung der dunkleren Randzone resultieren dürfte. Auch die kleinsten Nucleolen scheinen in der Mitte etwas heller zu sein. Sie dürften vielleicht ein einziges helleres Bläschen enthalten, doch kann ich dies nicht mit Bestimmtheit behaupten. Ebensowenig konnte ich mit meinen Vergrößerungen etwas über den Bau der dunkler rot gefärbten Scheidewände in den größeren Nucleolen oder die dunklere Randschicht derselben ermitteln, da auch die nach Heidenhain gefärbten Schnitte hierüber nichts Genaueres erkennen ließen. Bezüglich ihrer Lage im Kern bevorzugen die großen Nucleolen, wenn sie auch oft exzentrisch liegen, doch im allgemeinen dessen mittleren Teil; dagegen finden sich die kleinen im ganzen Kern verstreut, aber besonders, was bei den großen nur äußerst selten vorkommt, unmittelbar an dessen Oberfläche. Zwei bis zur Berührung einander genäherte große oder kleine Nucleoli habe ich nicht auffinden können; meist lassen die kleinen um die großen einen ziemlich breiten Hof frei.

Die Grundsubstanz der Kerne machte mir einen reticulären (bzw. wabigen) Eindruck.

Eine deutliche Kernmembran konnte ich an den Boraxkarminpräparaten nicht feststellen, wohl aber sehr deutlich an den nach Heidenhain gefärbten. Auch bei den ersteren wird jedoch die scharfe Linie, mit der sich die Grundsubstanz des Kernes gegen das Plasma absetzt, durch eine größere Anzahl völlig randständiger kleiner Nucleolen stark hervorgehoben. Im übrigen zeigen die Präparate nach Heidenhain aber nicht mehr als die mit Karmin gefärbten. Die blauschwarzen Nucleolen hoben sich nach starker Entfärbung sehr deutlich von der gelbgrauen Grundsubstanz ab, ohne daß jedoch an dieser noch an jenen die feinere Struktur deutlich geworden wäre.

Die Kerne liegen genau, wie es Hertwig für seine Objekte angibt, in Nischen des extranucleären Chromatinnetzes. Letzteres möchte ich für ein feines Wabenwerk ansprechen. Es ist nämlich besonders deutlich auf Schnitten, die mit Boraxkarmin tingiert sind, ein dunkelrot gefärbtes Netzwerk zu erkennen, das kleine ungefärbte Räume umschließt. Da sich nun in diesem Netzwerk auf jedem optischen Schnitte alle Wände aller getroffenen hellen Bläschen scharf eingestellt zeigen, was nur bei einem optischen Schnitt durch lauter rings von roten Wänden umgebenen Bläschen der Fall sein kann, so bin ich zu der oben ausgesprochenen Meinung gekommen. Über den feineren Bau der roten Wände habe ich nichts ermittelt. Bei der von mir verwendeten Vergrößerung erschienen sie mir auf diesem Stadium homogen.

Das Chromidialnetz bildet bei den bis jetzt behandelten normal vegetierenden Arcellen stets einen die Schalenperipherie begleitenden Ring, der durch breite, sich verzweigende und anastomosierende Stränge und Bänder des Wabenwerkes gebildet wird. So entstehen in demselben tiefe Buchten und völlige lochartige Durchbohrungen. Meist ist übrigens die Gesamtform der Chromidialmasse nicht die eines soliden Ringes, sondern die einer inneren chromatischen, der äußeren Hülle parallelen Schale, die allerdings auf die Stellen stärkster Krümmung des Gehäuses beschränkt ist. Dies erhellt aus den Fig. 1 *a*—*c*. Von ihnen zeigt *a* die aus kombinierten optischen Schnitten gewonnene Ansicht des Chromidialnetzes von oben, *b* einen einzelnen optischen Schnitt durch die Stelle der Umbiegung, und *c* die die Schalenunterseite begleitenden auf einem optischen Schnitt gleichzeitig sichtbaren chromatischen Stränge und Bänder.

Die erste Veränderung in Richtung auf die Encystierung sehe ich in der bei meinen Präparaten sich häufig findenden Verbreiterung des Chromidialringes (siehe Fig. 2—4). Diese vollzieht sich, indem von allen Seiten unregelmäßig gebuchtete und verzweigte Stränge chromatischer Substanz sich gegen die Mitte der Schale vorschieben. Der Vorgang spielt sich aber nicht in der ganzen Dicke des Arcellenkörpers ab, sondern, wie man aus dem Vergleich verschiedener optischer Schnitte oder aus den Schnittserien ersieht, vornehmlich an der konvexen Seite des Plasmaleibes. Bei einigen Präparaten war allerdings auch an der andern Seite des Körpers ein konzentrisches Vordringen von Chromidialsträngen, das sonst höchstens angedeutet ist, deutlich zu beobachten. Durch die Verbreiterung wird der Ring natürlich stark gelockert und erscheint daher im allgemeinen weniger intensiv gefärbt als in normalen Tieren.

Indem nun die vorgeschobenen chromatischen Stränge sich mehr und mehr der Mitte nähern, wobei sie immer dünner werden, breitet sich schließlich ein unregelmäßiges, weitmaschiges chromatisches Netz über die konvexe Oberfläche aus. Dasselbe ist, bei seiner geringen Stärke nur bei ganz hoher Einstellung wahrzunehmen und im Verhältnis zu dem ursprünglichen Ring mit seinen dichten, starken Chromidialsträngen so wenig gefärbt, daß es bei schwachen Vergrößerungen ganz übersehen wird. Die Stränge, die es bilden, bestehen vielfach streckenweise nur aus einer einzigen Wabenreihe. Auch kleine, wohl von ihnen losgerissene chromatische Brocken von verschiedener Größe, oft nur aus wenigen oder gar einer Wabe bestehend, finden sich frei zwischen den Strängen (Fig. 4).

Es fließt nun immer mehr chromatische Substanz aus dem immer lockerer und heller werdenden Ringe in die mittleren Stränge ab. Diese werden immer breiter und dunkler und erreichen mehr und mehr die Farbe des Randes. So macht es denn bald auf Stadien wie Fig. 5 den Eindruck, als ob die Chromidialmasse gleichmäßig durch das ganze Plasma verteilt wäre; doch zeigt uns tiefere Einstellung, daß zunächst diese gleichmäßige Ausbreitung nur an der Oberfläche stattfand. Dadurch wird auch bewirkt, daß bei schwächerer Vergrößerung, wo die unter der eingestellten oberflächlichen Schicht gelegenen Partien mit gesehen werden, der Rand noch deutlich als dunklerer Ring hervortritt.

Während die bisher geschilderten Vorgänge das Gesamtaussehen der betreffenden Individuen besonders für schwache Vergrößerungen wenig veränderten und auch wohl verhältnismäßig langsam von statten gingen, wie ich aus der großen Zahl einschlägiger Objekte in meinen Präparaten schließen zu dürfen glaube, spielen sich die nun folgenden Veränderungen lebhafter ab und führen zu bedeutenderer Umgestaltung.

Es tritt nämlich bei den nächstfolgenden Stadien eine lebhafte Vacuolenbildung auf. Diese Vacuolen unterscheiden sich von den normalen kontraktilen durch ihre sehr viel beträchtlichere Größe und dadurch, daß sie anscheinend an allen Stellen des Plasmas auftreten können. Wenn ich nun auch ihre Entleerung am lebenden Tier nicht beobachtet habe, glaube ich eine solche doch annehmen zu müssen, da sich so am ungezwungensten die rasche Volumverminderung des Weichkörpers erklären läßt. Hierbei ziehen sich die Tiere mehr und mehr von den Rändern ihrer Schale zurück gegen deren Zentrum. Durch die dabei entstehenden höchst unregelmäßigen Formen sind Tiere auf diesem und den nächsten Stadien schon in der lebenden Kultur leicht kenntlich.

Gleichzeitig, vielleicht auch bedingt durch die an verschiedenen Orten im Plasma regellos auftretende Ausscheidung größerer Flüssigkeitsmengen, scheint es zu lebhaften Strömungen im Weichkörper zu kommen. Die Kerne geben nämlich, wie man aus Fig. 6 sieht, ihre regelmäßige Stellung auf, und wir finden sie, wenn auch noch überwiegend am Rande, doch oft zu zweien und dreien beieinander. Schon die nächste Figur zeigt sie uns aber vom Rande entfernt und an beliebigen Stellen dem Weichkörper eingelagert. Diese Ortsveränderung wird man nur als eine passive deuten können.

Auf solche Strömungserscheinungen läßt sich auch wohl die immer innigere Durchmischung des Chromidialnetzes und Protoplasmas zurückführen. Letzteres wird schon im Anfang dieser Periode nicht nur an seiner Oberfläche, sondern auch in der Tiefe von chromatischen Strängen durchsetzt, und die Durchmischung ist am Ende der Periode eine so vollständige geworden, daß man selbst auf Schnitten Plasma und Chromidialnetz nicht mehr unterscheiden kann.

Während der eben beschriebenen Vorgänge hat sich die Größe der Arcellen stetig vermindert, die Vacuolenbildung hat begonnen an Lebhaftigkeit nachzulassen, die Pseudopodien sind in das Innere der Schale zurückgezogen. Auch die verschiedenen Nahrungsreste, die früher reichlich vorhanden waren, pflegen sich gegen Ende dieser Periode an einer Stelle des Weichkörpers zu sammeln, aus dem sie dann als zusammengeballte Masse meist an eine Stelle des peripheren Schalenteiles ausgestoßen werden.

Ehe ich nun zum nächsten Stadium weitergehe, muß ich noch einige Worte über die Kerne sagen. Zunächst ist mir aufgefallen, daß ich bei einem Exemplar dieses Stadiums Kerne fand, die einen einzigen großen Nucleolus enthielten. Dabei sind die Nucleolen von einem besonders deutlichen dunkeln Rande umgeben, was denn auch gemäß dem oben Gesagten einer besonders starken Vacuolisierung entspricht. Die Größe des Nucleolus betrug 6—7 μ Durchmesser. Da ich an diesen Kernbefund keine ähnlichen aus dieser Kultur anschließen kann, begnüge ich mich die Beobachtung zu berichten und verzichte auf eine Deutung. Alle andern Kerne dieser Stadien haben folgendes gemeinsam. Sie behalten ihr blasses Aussehen und ihre Grenzen heben sich von der Umgebung nicht scharf ab. Da bei der immer gleichmäßigeren Verteilung des extranucleären Chromatins in dem sich verkleinernden Weichkörper (vgl. Fig. 8) letzterer immer undurchsichtiger wird, so gelingt es bei den Endstadien dieser Reihe oft schwer alle Kerne sicher aufzufinden. Kenntlich sind dieselben fast nur an den Nucleolen, die ihrerseits immer blasser werden. Oft hat man den Eindruck, als ob sich die Nucleoli frei in einer kugelförmigen Vacuole befänden. Die Durchschnittsgröße der Nucleoli nimmt ab. Wenigstens zwei Nucleolen oder Gruppen von solchen, der Art, daß ich sie auf zwei Kerne beziehen zu müssen glaube, habe ich aber bei allen Totalpräparaten dieser Stadien gefunden, oft sehr deutlich (vgl. Fig. 8). Im letzten Falle waren sicher nur diese beiden Kerne vorhanden. Somit scheint mir die Zweikernigkeit, da dieselbe auch in den folgenden Stadien die Regel bildet, der normale Abschluß dieser Periode zu sein, wenn sich auch Ausnahmen finden, wie weiter unten erwähnt werden wird. Eine Schnittserie, die dem Alter des Objektes nach der Fig. 6 entsprechen dürfte, zeigt außer den großen auch noch kleine Nucleolen in Menge. Die Kerne sind bei diesem nach HEIDENHAIN gefärbten Präparat von einer deutlichen Membran umgeben. Am wichtigsten scheint mir die Grundsubstanz verändert, die einen flockigen Eindruck macht.

Die wenigen mir vorliegenden Präparate, die sich auf den Übergang des zuletzt geschilderten zum nun folgenden Stadium beziehen, möchte ich übergehen und mit der Beschreibung eines etwas weiter fortgeschrittenen Objektes die Darstellung dieser Entwicklungsperiode beginnen.

Ein solches ist von den jüngeren Stadien in der lebenden Kultur nur dadurch zu unterscheiden, daß der Weichkörper sich noch mehr verkleinert und demgemäß aus den peripheren Teilen der Schale zurückgezogen hat. Die Vacuolenbildung ist noch lebhaft, die Gesamtgestalt des Weichkörpers jedoch bereits eine mehr abgerundete als auf den vorigen Stadien.

Völlig verändert dagegen erscheint das Objekt dieser Periode fixiert und gefärbt, wie es Fig. 11 darstellt. Das ganze Chromidialnetz, das den Körper gleichmäßig durchsetzt, ist erfüllt von kugeligen Gebilden, die in ihrer Größe zwischen 2:2 und 6:9 μ schwanken. Ihre Färbung in Boraxkarmin entspricht etwa der der Nucleolen jüngerer Stadien, weshalb ich für dieselben die indifferente Bezeichnung als »nucleolenähnliche Körper« gebrauchen will. Von den Nucleolen der gleichzeitigen Kerne unterscheiden sie sich allerdings durch die dunklere Färbung. Im ganzen fällt ihr Farbton etwas mehr ins Gelbliche. An Totalpräparaten konnte ich besonders an jüngeren Stadien das Vorhandensein von kleinen Vacuolen im Innern dieser Kugeln feststellen, nicht jedoch auf Schnitten. Zur Erklärung muß ich gleich bemerken, daß die mit Boraxkarmin gefärbten Schnittserien erst späteren Stadien angehören. Bei letzteren werde ich dann auch den Bau und die Entwicklung der nucleolenähnlichen Körper eingehender besprechen.

Vom Chromidialnetz sei noch bemerkt, daß mir die Balken des Netzwerkes (bzw. die Wabenwände), die mir früher einen homogenen Eindruck machten, jetzt grob dunkel gekörnt erscheinen.

Je vorgeschrittenere Stadien wir betrachten, desto mehr sehen wir die Gesamtform des immer kleiner werdenden Weichkörpers sich der Kugelgestalt nähern, wie es auch Fig. 12 zeigt. Die Vacuolen werden immer seltener. Dagegen scheint mir die Zahl der nucleolenähnlichen Körper zuzunehmen und ihre Größe sich mehr und mehr auszugleichen. Ihre Färbung erscheint immer blasser. So sieht bald das dichte Netz- und Wabenwerk, das jetzt nach Schwund der letzten Vacuolen den ganzen Körper gleichmäßig erfüllt, lebhafter rot aus als die einen Stich ins Gelbliche zeigenden nucleolenähnlichen Körper. Ist nun auch nach Entleerung der letzten Vacuolen die Abrundung des Weichkörpers völlig erreicht, so umgibt sich die Arcelle mit einer Cystenhülle. Dieselbe setzt bald dem Eindringen des Karmin starken Widerstand entgegen. Es ließen sich daher nur ganz junge Cysten in toto färben. Ein solches Präparat ist in Fig. 13 dargestellt.

2. Encystierung, Untergang der Kerne und nucleolenähnlichen Körper.

Was nun die Kerne betrifft, von denen bisher noch nicht die Rede gewesen ist, so haben hier die weiter oben gemachten Bemerkungen erst recht ihre Geltung. Denn besonders durch das Auftreten der nucleolenähnlichen Körper hat sich die Durchsichtigkeit der Objekte stark vermindert. Immerhin konnte ich an allen dieser Periode angehörigen Totalpräparaten, in einzelnen Fällen sehr deutlich, zwei Kerne nachweisen, welche sich meist, vgl. Fig. 9 und 11—13, in der Mitte des Weichkörpers ziemlich dicht nebeneinander vorfanden. Mehr als zwei Kerne habe ich an Totalpräparaten nie wahrnehmen können. Schon an den letzteren lassen sich bedeutende Änderungen in der Kernkonstruktion gegen früher erkennen. Die Nucleoli sind nicht mehr so groß wie auf jüngeren Stadien. Die Mitte des von einer deutlichen Membran umgebenen Kernes wird von einer unscharf (flockig) begrenzten, stärker tingierten Masse gebildet, der die Nucleoli anliegen. Der Rest des Kernes ist fast ungefärbt (vgl. Fig. 8—13).

Zur näheren Beurteilung dieser Veränderung müssen wir aber die Schnittpräparate heranziehen. Dieselben sind alle nach HEIDENHAIN gefärbt. Auch sie zeigen meist zwei Kerne, das jüngste Stadium weist drei auf, ein älteres nur einen. Die Nuclei jener dreikernigen Arcelle (Fig. 10) haben ungefähr 0,015 mm Durchmesser und sind von einer deutlichen Membran umgeben, an der sich eine Menge kleinster Nucleoli von 0,0006—0,001 mm Durchmesser finden. Der Inhalt besteht aus einer dunkler als das Chromidialnetz gefärbten Masse, die man wohl am besten als in zum Teil untereinander zusammenhängenden Flocken angeordnet bezeichnen könnte. In und an diesen Flocken, die vielfach zusammenhängend, eine Art grobes Reticulum bilden, finden sich kleinste Nucleolen. Auch größere Nucleoli kommen hier vor. Sie zeigen sich stets in der Mitte heller. Manchmal kann man deutlich zwei Substanzen an ihnen unterscheiden (Fig. 14), von denen die hellere die Färbung des Kernreticulum hat und das Innere erfüllt, während die andre, schwarz gefärbt, die Ränder einnimmt und auch in einzelnen Klumpen im Innern des Nucleolus sich findet. Ein größerer unregelmäßig begrenzter Körper findet sich in dem Fig. 10 dargestellten Kern. Er wird durch einen helleren, von Strängen hier und da durchsetzten Hof vom Flockenwerk getrennt. Sein Inneres ist blasser als der Rand. Im allgemeinen sind die stark färbbaren Teile des Reticulums mehr im Zentrum zusammengedrängt. Von ihnen gehen Stränge aus, um, den ziemlich breiten hellen peripheren Raum durchsetzend, zur Kernmembran zu ziehen. Bei älteren Objekten werden die Nucleolen undeutlicher und das Reticulum erscheint mehr in einzelne gröbere Stränge aufgelöst, die den Kern regellos durchsetzen.

Ebenso gebaut finden wir die zwei in der Mitte gelagerten Kerne der jungen Cysten. Nur sind in ihnen die Formen der Kerne bereits etwas unregelmäßig und das Reticulum, das sich jetzt meist als ein Haufen wirrer Stränge im Nucleus darstellt, ist dunkler gefärbt als das umgebende Chromidialnetz (Fig. 15).

Für das Alter der Cysten gibt uns die Schrumpfung derselben einen ungefähren Maßstab an die Hand, da mit dem Alter die Cystenhülle, wenigstens in der ersten Zeit, stärker wird und daher für Reagentien weniger durchlässig.

Das nächste Stadium, das uns Fig. 16 darstellt, zeigt nun statt der Kerne in der Mitte der Cyste einen Haufen dunkel gefärbter Brocken ohne scharfen Kontur, von denen einige durch ihre Rundung das Aussehen von Nucleolen haben. Dieser Haufe lichtet sich mehr und mehr (Fig. 17), bis schließlich der innere Teil der Cyste nur noch durch etwas reichlichere dunkle Brocken sich von der etwas helleren nächsten Umgebung unterscheidet. Es werden somit die beiden noch übrigen alten Kerne in der ersten Zeit nach der Bildung der Cystenhülle aufgelöst und verschwinden (Fig. 18 und 19). Über die feineren Vorgänge bei diesem Kernuntergang geben uns die wenigen einschlägigen Schnitte kaum eine Vorstellung, zum größten Teil dürfte ihr Material durch Resorption von der Umgebung, zum geringeren durch Verteilung in kleinere Brocken aus der Mitte der Cyste entfernt werden.

Wir müssen nun das Verhalten der nucleolenartigen Körper in dieser Periode betrachten. Schnitte durch Stadien vor der Encystierung zeigen uns, wie das Chromidialnetz völlig gleichmäßig den ganzen Weichkörper erfüllt. Die in ihm wie willkürlich zerstreut eingebetteten nucleolenähnlichen Körper sind von ihm oft kaum deutlich abgegrenzt und von verschiedenster Größe. Diese Unterschiede werden, wie erwähnt, mehr und mehr ausgeglichen. Beim Übergang in die Cyste ordnen sich nun die nucleolenähnlichen Körper an der Peripherie an (Fig. 13, 15—18). Außerhalb ihrer Zone findet sich noch eine schmale Schale Chromidialnetzes. Die größte Menge des letzteren dagegen wird von ihnen umschlossen. In der Mitte des

Ganzen liegen die Kerne. Zwischen den beiden Portionen des Chromidialnetzes bildet sich bald ein Unterschied aus. Die periphere Zone zeigt ein vielleicht durch viele hier eingelagerte unregelmäßige Körnchen bedingtes dunkleres Aussehen als die perinucleäre Portion, die längst nicht mehr den dunkeln Farbton des Kernes erreicht (Fig. 15, 16, 18). Erst nach dem Zerfall des Kernes (vielleicht infolgedessen) wird dieser Unterschied ein wenig ausgeglichen.

Über den feineren Bau der nucleolenähnlichen Körper lehren uns Schnitte, in denen einzelne derselben zerteilt und infolgedessen durchsichtiger und mehr entfärbt sind (Fig. 10, 14), daß dieselben aus einer helleren Grundsubstanz bestehen, die auf Heidenhain-Bordeaux-Präparaten denselben rötlichen Ton wie das Chromidialnetz, nur viel dunkler annimmt. In dieser liegen besonders peripher eine Menge tief schwarzer Körperchen von verschiedener Größe, die oft Ballen und Klumpen bilden. Bei älteren Stadien ändert sich dies Verhalten dahin, daß bei starker Entfärbung die sonst ausgeprägte Kugelgestalt der nucleolenähnlichen Körperchen verloren geht, indem durch die Entfärbung eines peripheren Mantels im Innern ein unregelmäßig gestalteter großer, schwarzer Körper oder ein Haufen kleinerer sichtbar wird (Fig. 18). Diese nucleolenähnlichen Körperchen sind nach dem Zerfall der Kerne die einzigen besonders geformten Teile in der Cyste, die sich mit der Heidenhainschen Färbung nachweisen ließen. Sie trennen, gewöhnlich nur in einer Schicht angeordnet, das dunkle nur einen schmalen äußeren Rand bildende periphere Reticulum von dem helleren inneren.

An Boraxkarminpräparaten ist von den Strukturverhältnissen der nucleolenähnlichen Körper nichts wahrzunehmen. Dieselben erscheinen hier völlig homogen und sehr viel blasser als das umgebende Chromidialnetz. Auch in den Cysten macht letzteres nicht den Eindruck eines Wabenwerkes mit homogenen Wänden, sondern letztere scheinen, wie oben erwähnt, granuliert. Dadurch wird es vielleicht erklärt, warum der Charakter des wabigen Baues nicht mehr so deutlich hervortritt. Dieselben Verhältnisse zeigen die mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbten Schnitte.

Die eben geschilderten Zustände im Innern der Cyste bleiben jedoch nicht lange erhalten. Es beginnt nämlich, wie man schon an Fig. 19 sehen kann, der Zerfall der nucleolenähnlichen Körper in kleine, nach Heidenhain blasser färbbare Gebilde. Dieser Zerfall geschieht nicht in der ganzen Cyste gleichzeitig. Daher kann man neben den kleinen noch große, ursprüngliche nucleolenähnliche

Körperchen vorfinden (Fig. 19). Während dieser Entwicklung verteilen sich die entstandenen Körperchen wieder durch den ganzen Inhalt der Cyste (Fig. 20), wenn mir meine zum Teil stark geschrumpften Schnitte richtige Vorstellungen von diesen Verhältnissen gegeben haben. Somit ist am Abschluß der Entwicklung der Cysten, so weit ich sie verfolgen konnte, ihr Inhalt ein Haufen gleichmäßig verteilter mehr oder weniger stark tingierbarer, meist rundlicher Brocken, wie es Fig. 21 zeigt. Über die feineren Vorgänge bei diesem Zerfall der nucleolenähnlichen Körper habe ich noch zu bemerken, daß es mir zweifelhaft ist, ob alle großen Körper gleich in die kleinsten zerfallen, ob nicht vielmehr bei allen oder doch wenigstens bei einzelnen eine wiederholte Zerfallteilung stattfindet. Auf letzteres scheint mir Fig. 18 zu deuten. Die bei dem Zerfall entstehenden Kugeln scheinen sich vorher in den nucleolenähnlichen Körperchen anzulegen, um erst durch den Zerfall der helleren Grundsubstanz selbständig zu werden.

Eine Erscheinung, die nur bei Färbung mit Delafields Hämatoxylin deutlich hervortrat, sei noch erwähnt. In solchen Präparaten trifft man äußerst intensiv gefärbte Körnchen in der peripheren Portion des Chromidialnetzes (chromatische Reste der untergegangenen Kerne?). Auf den späteren Stadien finden sie sich als gröbere Körner und Flocken durch den ganzen Cysteninhalt verteilt wieder.

Wir müssen jetzt noch zwei bisher dunkel gelassene Punkte, die Fragen nach der Herkunft der nucleolenähnlichen Körper und nach dem Verbleiben des größeren Teiles der sechs ursprünglichen Kerne erörtern. Für die letztere habe ich leider nichts Klärendes beibringen können. Ich habe an diesen Kernen weder auf Totalpräparaten noch auf Schnitten irgend etwas gefunden, was entweder auf ihre Auflösung im Weichkörper oder auf ihre Ausstoßung aus demselben hätte bezogen werden können. Da ich aber glaube annehmen zu dürfen, daß der Zerfall der Kerne außerhalb des Weichkörpers mehr Zeit in Anspruch nehmen würde als ihre Resorption durch das Plasma, die Stadien der letzteren im Totalpräparat auch schwerer zu erkennen sein dürften, so macht mir dies Fehlen aller Anhaltspunkte für beide Vorgänge den letzteren wahrscheinlicher.

Nicht ganz so ungünstig gestellt sind wir bezüglich des zweiten Punktes. Hier haben wir Präparate, die doch wenigstens etwas erkennen lassen. Das Totalpräparat der Fig. 9 veranschaulicht uns eine *Arcella*, in der bereits die ersten nucleolenähnlichen Körper gebildet sind, aber nur wenige und nicht in allen Teilen des

Weichkörpers gleichviele. An diesem Objekt haben wir Aussicht noch etwas über ihre Entstehung zu erfahren. Ein Stadium aus demselben, das mir besonders wichtig erschien, ist in Fig. 10*b* bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Wir sehen hier das Wabenwerk direkt in den nuclolenähnlichen Körper übergehen, dessen Bau selbst noch deutlich die wabige Struktur zeigt, wenn auch seine Wabenwände bei weitem stärker sind und intensivere Färbung aufweisen als die des Chromidialnetzes. An andern Stellen erscheint das Netz nur dunkler, seine Waben kleiner, die Wände stärker gefärbt. Einen Schnitt durch ein Tier, bei welchem sich solche verdichtete Stellen im Chromidialnetz finden, zeigt Fig. 10*a* nach einem HEIDENHAIN-Präparat. Mir scheinen danach die nucleolenähnlichen Körper sich aus dem Chromidialnetz durch lokale Verdichtung desselben zu bilden. Dies würde auch eine einfache Deutung der in Fig. 10*c*—*f* wiedergegebenen Verhältnisse zulassen. Nehmen wir noch die Tatsache hinzu, daß, wie Fig. 8 zeigt, die Kernzahl bereits auf zwei reduziert sein kann, ohne daß sich Reste von den verschwundenen Kernen oder bereits nucleolenähnliche Körperchen entdecken ließen, so wird man zugeben, daß man die letzteren nicht wohl in genetischen Zusammenhang mit den Nucleolen der ersteren bringen darf.

Über das Wesen der nucleolenähnlichen Körper habe ich mir kein sicheres Urteil bilden können. Wollte man sie als aus dem Reticulum gebildete Sekundärkerne deuten, so wäre das Material kleiner Körper, das nach ihrem Zerfall die Cyste erfüllt, als eine große Menge Kerne aufzufassen, und man müßte das Ausschlüpfen zahlreicher Tochterindividuen aus der Cyste erwarten. Dem entsprechen aber, wie aus dem Folgenden ersichtlich sein wird, die wenigen von mir gemachten Beobachtungen nicht. Mit der Unmöglichkeit dieser Deutung scheint mir eine andre an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen, daß dieselben nämlich den Eiweißkugeln, die SCHEEL (1899) aus den Cysten von *Amoeba proteus* beschrieben hat, entsprechen. Für diese Gleichsetzung spricht auch die Differenzierung in zwei Substanzen, die sich bei *Amoeba proteus* ebenfalls mit Eisenalaunhämatoxylin nachweisen ließ. Wollten wir diese Strukturen als Kernstrukturen auffassen, so hätten wir erwarten dürfen, dieselben auch mit Karmin und Hämatoxylin nachweisen zu können. Mit Boraxkarmin ist mir dies aber nur einmal gelungen (vgl. Fig. 9*a* und *b*), und zwar bei dem jüngsten einschlägigen Stadium. Ich möchte daher in betreff der vorliegenden Frage auf dies Bild kein Gewicht legen. Wie nämlich die Fig. 10*c*—*f* im Vergleich mit dem völlig homogenen Aussehen der nuleolenähnlichen Körper auf späteren Stadien, die ebenso behandelt sind, zeigen, machen die Körperchen während ihrer Existenz eine Umbildung durch. Wichtig ist mir daher die oben angeführte Fig. 9 nur zum Vergleich mit von HERTWIG angeführten Angaben und Darstellungen (s. u.).

3. Das definitive Schicksal der Cysten.

Betreffend die Weiterentwicklung der Cysten habe ich wenig gefunden. In meinen Kulturen traf ich wohl hin und wieder leere Cysten. Da es mir aber nicht gelungen ist den Vorgang der Entleerung selbst zu beobachten, steht mir kein Urteil darüber zu, ob dieselbe in diesen Fällen überhaupt eine Folge des normalen Entwicklungsganges war. In einer sonst leeren Cyste fand ich einen kleinen gut tingierten Körper, der wohl ein kleiner Rhizopode sein konnte. Ich möchte ihn jedoch nicht nur à conto des Ortes mit *Arcella* in Beziehung bringen. Anderseits habe ich nie zweikernige normale Arcellen in meiner Kultur gefunden. Zur Beurteilung dieser Frage kann ich daher nur einige Präparate des Herrn E. SCHUSTER, sowie vergleichend die vorliegenden Beobachtungen an andern Rhizopoden heranziehen. Das in Fig. 22 dargestellte Totalpräparat des oben genannten Herrn zeigt eine Arcelle, bei der sich nur ein die Hauptmasse des Weichkörpers umsäumender gelblicher Schein, nicht aber eine deutliche Cystenhülle nachweisen ließ, vielleicht infolge der Schwierigkeit, welche der Betrachtung durch eine den Weichkörper rings umgebende aus Diatomeenpanzern gebildete Kugelschale erwuchs. Diese kugelige Hülle wird an einer Seite von einem Fortsatz des Weichkörpers durchbohrt, von dem sich an der Schale einzelne kleine Stücke abgelöst haben. Letztere zeigen einige dunkler gefärbte Stellen im Plasma, die ich jedoch nicht ohne weiteres als Kerne ansprechen möchte. Zwei kernartig dunkler färbbare Körper finden sich dagegen in der Hauptmasse des Weichkörpers. Von ihnen ist der eine allseitig von einem hellen Hofe umgeben, während sich der andre in der Richtung des Plasmafortsatzes in einen Strang auszieht, der sich verästelnd in das Maschenwerk des chromatischen Reticulum übergeht. Diese Körper, die sich also wesentlich von den bisher beobachteten Formen des *Arcella*-Kernes unterscheiden, liegen im zentralen Teil des Weichkörpers, der einen lebhaft roten Farbton und eine nicht so deutlich reticuläre Struktur wie Fig. 13 aufweist. Ihm gehören auch dem Baue nach der die Diatomeenhülle durchbrechende Fortsatz und die von ihm abgelösten

Stücke an. Dagegen findet sich an dem übrigen Umfang der Cyste eine breite bräunlich gefärbte grob granulierte Zone vor.

Zur Ergänzung möchte ich noch einige andre, in Herrn E. Schusters Präparaten neben zahlreichen ungefärbten sich findende tingierte Cysten besprechen. Eine derselben, die kernlos war und nur einen zum Teil grobkörnigen nur an einigen Stellen undeutlich reticulären Inhalt aufwies, zeigt im ganzen Umfang den erwähnten gelben Schein und scharfe Begrenzung. Nur an einer Stelle findet sich beides nicht. Es ist das die Gegend, wo der etwas unregelmäßig ovale Weichkörper der Schale am nächsten kommt. Es scheint also diese kernlose Cyste nur wenig in der Entwicklung hinter Fig. 22 zurückzustehen. Darauf deutet auch, daß an einzelnen Orten an der Peripherie sich bereits die bräunliche grob granulierte Zone nachweisen ließ, die in Fig. 22 den Hauptteil des Weichkörpers völlig umgibt. Zur Deutung des gelben, diese Arcellenkörper umgebenden Scheines als Cystenhülle bestimmte mich ein zweikerniges Tier, das auch diesen Schein aufwies, an einer Stelle aber, wo die Diatomeenpanzer etwas vom Weichkörper entfernt lagen, deutlich ein Stück der Cystenhülle erkennen ließ. Dieselbe war glatt, während bei meiner Form die Hülle wie mit kleinsten kugelförmigen Knöpfchen dicht besetzt erscheint. Von der bräunlichen Außenzone fand ich bei dem letzterwähnten Objekt keine Andeutung. Seine Kerne entsprachen in ihrem Bau ganz dem hinteren Kern in Fig. 22.

Wir müssen jetzt rasch einen Blick auf Hertwigs Angaben (1899) und Abbildungen werfen, die sich auf die Encystierung beziehen. Es geht aus dem Gesagten hervor, daß Hertwigs ursprüngliche Deutung dieser Verhältnisse durch meine Beobachtungen bestätigt wird und seine Fig. 9 auf Taf. XXXVII in den Anfang der Entwicklungsreihe zu stellen ist. Sie entspricht meiner Fig. 8. Über die auf derselben Tafel abgebildeten Cysten ist das Urteil schwieriger. Fig. 11 möchte ich, in Rücksicht auf die Gestalt der äußeren Zone, die meiner Fig. 13*b* (vgl. Figurenerklärung) völlig entspricht, für eine ganz junge Cyste halten. Hier finden wir dementsprechend noch eine deutliche Kernmembran. Von den beiden andern kann ich nicht sagen, ob sie in den Anfang der Encystierungsreihe oder, entsprechend den Schusterschen Cysten, an deren Ende zu verweisen sind. Die von Hertwig erwähnte vierkernige und einkernige Cyste wird uns nicht sehr verwundern, da wir in Fig. 10 bereits eine dreikernige Arcelle in einem Stadium kennen lernten, auf dem die Kernreduktion abgeschlossen zu sein pflegt. Ebenso hatten wir in Fig. 14 bereits eine einkernige Form vor uns. Das Schicksal dieser in ungewöhnlicher Zahl vorhandenen Kerne dürfte ebenfalls der Zerfall sein. Wir können somit HERTWIGS Gedankengang über die Vorgänge in der Cyste nicht folgen. Immerhin müssen wir uns doch wohl zu der Annahme entschließen, daß in der eine Zeitlang kernlosen Cyste, vielleicht in einigen Fällen auch erst während oder nach dem Ausschlüpfen, die Rekonstruktion zweier oder mehrerer Kerne stattfindet, also ein Proliferationsvorgang sich in der Cyste nicht abspielt.

Dies Endresultat erhält noch eine Stütze außer durch die eingangs erwähnte allgemeine Angabe PÉNARDS, durch die Mitteilungen andrer Forscher über ihre Beobachtungen an nahe verwandten Formen. So nimmt nach SCHAUDINN die aus der Cyste ausschlüpfende *Centropyxis* unter Resorption der Hülle innerhalb der alten Schale ihre frühere Konfiguration wieder an (SCHAUDINN 1903). Das gleiche beweist für *Difflugia elegans* Fig. 19, Taf. IV, aus RHUMBLERS Arbeit von 1896, die Darstellung zweier eben die Cysten verlassender konjugierender Tiere. Sonst habe ich keine direkte Beobachtung über die Entwicklung der Cysten gefunden.

Weitere Vermutungen über die Rekonstruktion des Kernes in der kernlosen Cyste auszusprechen, scheint mir wertlos, ehe weiteres Tatsachenmaterial vorliegt. Die Tatsache selbst darf uns aber nicht wundernehmen. Hat doch der Satz omnis uncleus e nucleo bereits durch HERTWIGS (1899) Beobachtung der Bildung von Sekundärkernen aus dem Chromidialnetz eine Einschränkung erfahren. Immerhin waren in diesen Zellen noch jederzeit Kerne vorhanden. Ein Beispiel der Nucleusbildung in kernloser Zelle beschreibt SCHAUDINN (1903) bei *Entamoeba coli* für die Cyste. »Die Tochterkerne (des ursprünglichen Cystenkernes) lösen sich ganz auf, das Plasma ist nur mit chromatischen Körnchen und Strängen erfüllt, von denen die Hauptmasse resorbiert wird, während aus einem Teile die neuen Kerne rekonstruiert werden.« Die hier vorübergehend auftretende Kernlosigkeit braucht man sich nur verlängert zu denken, um zu den Verhältnissen bei *Arcella* einen Vergleich zu erhalten.

Daß auch sonst bei den Rhizopoden bedeutende Ähnlichkeiten bei der Cystenbildung bestehen, darauf möchte ich noch hinweisen. Eine Figur bei PROWAZEC (1900 b) zeigt eine *Euglypha*-Cyste, in der sich um den Kern erst eine dunklere Plasmaschicht, dann eine hellere mit rundlichen von ihm als Exkretkörner gedeuteten Einschlüssen und zu äußerst eine stärker gekörnte Schicht finden. Es läßt dies wohl sicher darauf schließen, daß die Cysten bei *Euglypha* jedenfalls zeitweise beinahe denselben Bau des Weichkörpers aufweisen, wie die junge Arcellencyste. Fast genau ebenso stellt derselbe Autor (1900 a) eine Cyste von *Nebela* dar und zeichnet auch einen deutlichen Kern ein. Dagegen gibt (1882) Taránec von den Nebeliden ganz allgemein an: »Die Cyste ist zuerst vollkommen nackt, frei von einer Umhüllung, welche das Tier erst später sehr langsam aus der Sarkode ausscheidet. Dadurch gelangt das Tier in einen Ruhezustand. Die kontraktilen Vacuolen verschwinden vollkommen. Auch Nucleus ist nicht mehr sichtbar, bloß die gelben Fettkörper füllen die ganze Cyste aus.« Diese »größeren oder kleineren, glänzenden stark lichtbrechenden oft gelb gefärbten Fett- und Ölkugeln« sind Produkte des Entoplasma aus der Umwandlung der Nährstoffe. Die Reste der Nahrung selbst werden später ausgestoßen. Nimmt man dies zusammen, so sieht man, daß die Vorgänge, soweit sie bei den Nebeliden bekannt sind, genau mit denen von *Arcella* übereinstimmen. Dies fällt noch mehr bei Betrachtung der Figuren, besonders Fig. 15, Taf. V, und Fig. 17 und 19 auf Taf. IV ins Auge. Präzise Reaktionen über die chemische Natur dieser Fettkugeln sind übrigens ebensowenig angestellt wie an meinen nucleolenartigen Körperchen. Das Vorhandensein ähnlicher Körper finde ich bei Rhumbler nur bei der unteren Cyste der Fig. 20, Taf. IV, angedeutet. Auch von den zahlreichen, bei Pénard dargestellten Cysten (1890) (3 *Vampyrella*-, 1 *Cochliopodium*-, 1 *Difflugia*-, *Centropyxis*-, 2 *Arcella*-, 8 *Nebela*, 1 *Hyalosphenia*-, 3 *Heleopora*-, 1 *Cryptodifflugia*-, *Pseudodifflugia*-, *Assulina*-, 4 *Euglypha*, 1 *Trinema*-Art) stimmen bis auf *Vampyrella* fast alle recht gut mit Arcellencysten überein, wenigstens ebensogut wie seine Darstellungen der letzteren mit den meinen, was allerdings nicht viel besagen will. Deutliche kugelförmige Gebilde, von mir als Nahrungsstoffe gedeutet, fand ich auf Pénards Tafeln bei 1 *Cochliopodium*-, 5 *Nebela*-, 1 *Hyalosphenia*-, 2 *Heleopora*-, 1 *Assulina*-, 1 *Trinema*-Art, bei mehreren in der Erklärung hervorgehoben. Von *Difflugia lanceolata* ist dies Verhalten nur im Text erwähnt. Eine eigenartige Umbildung zeigt der Kern einer Euglyphencyste, der mich an Schaudinns Angaben für *Entamoeba* erinnert.

Endlich muß ich noch auf eine Stelle in Hertwigs Arbeit (1899) eingehen, wo er bei Besprechung der Kernvermehrung schreibt: »Inmitten des Chromatinnetzes entstanden kernartige Körperchen, von ganz merkwürdigem Bau: homogene Kugeln mit eingestreuten kleinen Chromatinstücken. Zunächst bilden sich homogene Kugeln.« »Die Kugeln beziehen ihr Chromatin offenbar aus dem Netzwerk; denn es gibt alle Übergänge von chromatinfreien Kugeln zu Kugeln, in denen wenig Chromatinbröckchen eingebettet sind, bis zu Kugeln, welche mit roten Körperchen ganz durchsetzt sind.« Es drängt sich mir hier die Frage auf, ob es sich nicht ebensowohl um Äquivalente der von mir bei *Arcella* beschriebenen nucleolenähnlichen Körperchen handeln könnte. Die tatsächlichen Angaben Hertwigs stimmen genau mit dem überein, was ich für meine nucleolenähnlichen Körper feststellen konnte (vgl. besonders die Fig. 9*a*, *b*, 11). Wenn sich Hertwig hier auf Verworn (1888) bezieht, so entspricht doch dessen Angabe intensiver Färbbarkeit der von ihm beobachteten Körper und deren Abbildung so wenig der Darstellung und Schilderung, die Hertwig über seine Beobachtung gibt, daß ich jene »dunkelrot gefärbten« Kerne von normaler Struktur nicht für identisch mit den anfangs chromatinfreien Kugeln bei Hertwigs Difflugien halten kann. Blancs Arbeit habe ich, wie oben bemerkt, leider nicht erhalten können.

Über Degenerationsvorgänge.

In denselben Kulturen, welche mir die zahlreichen Übergänge zur Encystierung lieferten, traf ich gelegentlich Objekte, deren Aussehen mich sehr überraschte. Nach der geringen Größe des unregelmäßig von der Schale zurückgezogenen Weichkörpers hatte ich auf Encystierungsvorgänge geschlossen, fand aber nach der Färbung, daß diese Arcellen durchaus nicht in die oben geschilderte Entwicklungsreihe paßten, sondern höchst auffallende Abweichungen im Bau zeigten, die besonders das extranucleoläre Chromatin betrafen. So ist dasselbe bei dem in Fig. 26 dargestellten Objekt, wenn auch überwiegend randständig, doch in einzelne Klumpen zerfallen, die sich außerordentlich intensiv färbten. Von einer reticulären Struktur war nichts mehr wahrnehmbar. Nur bei starker Vergrößerung erkannte ich einzelne hellere Blasen. Die Kerne zeigen außer einer etwas unregelmäßigen Form und einer bedeutenden Vergrößerung der Nebennucleoli keine Besonderheiten. Beides tritt in Fig. 26*b* besonders deutlich hervor.

Bald fand ich Stadien, die auf diesem Wege weiter fortgeschritten waren. So ist in den durch die Fig. 27 und 28 veranschaulichten Objekten vom Weichkörper nur noch ein kleiner Rest vorhanden, der, abgesehen von den hier besonders stark veränderten Kernen, nur noch wenige Klumpen Chromatin enthielt, die in Fig. 27 mehr geballt erscheinen, in Fig. 28 mehr die Form von Strängen haben. Sie zeigen in Fig. 27 dieselbe Struktur wie in

Fig. 26, in Fig. 28 machen sie den Eindruck, als ob sie aus einzelnen zum Teil kugelförmigen Ballen zusammengesetzt wären. An den Kernen fällt wieder die Größe der zum Teil der Kernmembran halb abgeplattet aufsitzenden Nebennucleoli auf.

Ein ähnliches Bild ist meines Wissens von Rhizopoden noch nicht geschildert. Vielleicht kann ich HERTWIGS Fig. 3, Taf. XXXVII, hierherziehen (l. c.). Eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit diesen meinen Bildern zeigt die Darstellung, die RHUMBLER (1896) in Fig. 21 auf Taf. IV von zwei konjugierten *Difflugia globulosa* gibt.

Ich versuchte natürlich jüngere Stadien dieser Art zu finden, die mir die Entstehungsweise so merkwürdiger Zustände klar machen sollten. Dabei kam ich aber auf zwei verschiedene Reihen. Der einen gehören die Fig. 23—25 an. Fig. 23 zeigt die ersten Veränderungen, welche ich in dieser Richtung wahrgenommen habe. Während die Kerne noch völlig normal sind (Fig. 23 *b*) zeigt der Chromidialring sich stärker als gewöhnlich gebuchtet, und einzelne Stränge reichen bis weit in das Innere des Weichkörpers. Einige von ihnen dürften sich bereits vom Ringe gelöst haben und die frei im Plasma liegenden Klumpen und Körner der Fig. 23 bilden. Am wichtigsten ist die Veränderung in der Struktur aller dieser chromatischen Körper, die nicht mehr ein reticuläres, sondern ein mehr blasiges Aussehen aufweisen und bereits stärker als normal tingierbar sind. Eine schon sehr grobblasige Umwandlung des Netzes zeigt Fig. 25, in welcher die Kerne (Fig. 25 *b*) noch normal sind, der Chromidialring aber bereits an mehreren Stellen unterbrochen ist. Das Präparat der Fig. 24, das im feineren Bau des Chromidialringes zwischen den beiden vorigen Arcellen steht, und bei dem letzterer, wenn er auch schmal war, doch noch keine Unterbrechung aufwies, zeichnet sich durch breite chromatische Stränge und Bänder aus, die den Weichkörper nach allen Richtungen durchsetzen. Von Fig. 25 zu Fig. 26 ist der Schritt nur ein so kleiner, daß mir diese Präparate zweifellos eine von Fig. 23 bis Fig. 28 aufsteigende Entwicklungsreihe darzustellen scheinen, der ich allerdings einen hohen Grad der Variabilität zugestehen muß.

Schwieriger liegen die Verhältnisse bezüglich der andern Reihe, die in den Fig. 30—34 vorgeführt wird. Fig. 30 zeigt nicht das früheste Stadium. Ein hier nicht wiedergegebenes Objekt besitzt noch einen vollständigen, wenn auch entsprechend der Fig. 30 stark wulstartig umgebildeten Chromidialring, doch ist die Kernanordnung bereits unregelmäßig. Damit ist auch erwähnt, was über Fig. 30

bezüglich des gröberen Baues zu sagen ist. Von dem feineren ist zu bemerken, daß die Kerne zwar noch normal sind, das Aussehen des Chromidialnetzes dagegen schon grobkörnig bis krümelig genannt werden muß. Dieselbe feinere Struktur finden wir in Fig. 31 wieder. Hier ist jedoch bereits die Ringform des extranucleolären Chromatins zerstört und die Stellung der Kerne unregelmäßig. Dazu hebt die abnorme Kleinheit des Weichkörpers die Anomalie des Objektes besonders hervor. Ist letzteres in Fig. 32 auch weit weniger stark ausgeprägt, so ist dafür in den drei verschieden dicht geballten Klumpen grobkörnigen Chromatins keine Ähnlichkeit mit dem ursprünglichen Chromidialring mehr zu bemerken. Es tritt vielmehr in Form und Intensität der Färbung eine Ähnlichkeit mit den Figuren der vorigen Serie auf. Diese wird bei den folgenden Abbildungen noch deutlicher. Während nämlich Fig. 33 nur im Innern der dicksten und am intensivsten gefärbten Chromidialklumpen Andeutungen jener blasigen Struktur aufweist, beherrscht dieselbe in Fig. 34 das Bild völlig, und nur an den Rändern der Klumpen und an dünnen Stellen lassen sich noch die Chromatinkörner erkennen. Ebenso entspricht die Kernstruktur in beiden, besonders der letzten Figur, der der vorigen Serie.

Somit scheint mir erwiesen, daß auch die mit Fig. 30 anhebende Entwicklungsreihe zu Zuständen, wie sie Fig. 28 zeigt, führen kann. Ob dies aber stets der Fall sein muß, bleibt mir fraglich. So sehen die Kerne der Fig. 32 *b* bedeutend anders aus als die der bisher erwähnten Stadien. Denn die Mitte der Kerne wird stets nur von einem kleinen Nucleolus eingenommen (Fig. 32 *b* und *c*, *Nkl*), den einige von den zum Teil der Kernmembran entsprechend abgeflachten Nebennucleolen (*Nkl'*) bedeutend an Größe übertreffen. Ebensolche Kerne fand ich wieder bei dem in Fig. 35 *a* vorgeführten Präparat, das nur noch einen kleinen Restkörper darstellt, also wohl annähernd das Ende der Entwicklungsreihe. In ihm zeigen aber die Chromidialklumpen noch deutlich denselben Bau wie in Fig. 30—32 *a*. Übrigens fand sich hier außer dem in Fig. 35 *a* dargestellten fünf deutliche Kerne enthaltenden Teile des Weichkörpers ein andrer mit ihm in Zusammenhang stehender vor der Schale, der völlig ebenso gebaute Chromidialklumpen aufweist. Neben denselben fanden sich vier etwa eirunde Objekte, von denen drei sicher kleine Protozoen waren. Das vierte könnte der stark veränderte sechste Kern sein. Handelt es sich hier nun um junge Arcellen oder um Parasiten, die einen in den letzten Stadien der Degeneration befindlichen Arcellenkörper verzehren? Ich habe mich für das letztere entschieden, besonders deswegen, weil ich unter ähnlichen Umständen Protisten, die ich im Leben als kleine Nuclearien erkennen konnte, bei den Resten eines Arcellenkörpers in dessen Schale vorfand.

Es ist mir auch fraglich, ob sich gegenüber den Fig. 27 und 28, deren Objekte mir als degenerierte Reste erscheinen wollen, Präparate wie das in Fig. 29 dargestellte, das sich sicher jener Serie anschließen läßt, auf eine Neubildung von Kernen zwecks ausschließender Vermehrung deuten lassen. Die kernartigen Körper haben dieselbe Farbe und Struktur wie die großen Klumpen Chromatins und gehen wohl auf Zustände zurück, in denen wie in Fig. 28 die stark gefärbten Stränge aus einzelnen Kugeln und Knollen zusammengesetzt erscheinen. Ein Präparat, das beide Bildungen vereint, habe ich aus Raumrücksichten nicht wiedergegeben. Einzelne Objekte, die sich allenfalls auf eine weitere Entwicklung dieser Stadien beziehen ließen, sich aber an die letzten hier geschilderten durchaus nicht unmittelbar anschließen, lassen sich ebensogut, wenn nicht besser als Parasitismus- denn als Vermehrungserscheinungen deuten. Immerhin bedürfen die Verhältnisse zu ihrer Klärung noch eingehenderer Untersuchungen.

Etwas mehr Klarheit konnte ich mir über eine andre Reihe von Degenerationserscheinungen verschaffen, die in mancher Beziehung von den oben geschilderten Vorgängen abweichen. Ich fand sie in den Schusterschen Präparaten. Aufmerksam wurde ich bei der Durchsicht letzterer durch einige Schalen, die von Diatomeenpanzern fast ganz erfüllt waren und nur spärliche Reste eines schwach färbbaren Weichkörpers ohne Kerne, oder nicht einmal einen solchen Rest enthielten. Bei der genaueren Untersuchung des Materials fanden sich nach und nach alle Übergänge von den normalen, in diesem Falle stets vielkernigen Arcellen zu den leeren Schalen. Die erste Abweichung von der Norm habe ich auch hier nicht abgebildet. Sie spricht sich in einer körnigen Lockerung des Chromidialnetzes aus, das gegen die sauberen Netzbilder, welche man unter normalen Verhältnissen zu sehen gewohnt ist, einen merkwürdig unordentlichen Eindruck macht. Zugleich setzt das Netz sich in unregelmäßigen Strängen und Ausläufern zwischen die Nahrungsreste fort. Fig. 36 ist schon insofern fortgeschritten, als sich im Chromidialringe bereits zwei Unterbrechungen finden. Die zahlreichen Kerne entsprechen noch dem normalen Aussehen derselben in dieser Kultur. Sie sind bläschenförmig. Der Zwischenraum zwischen dem dunkeln, fein granulierten, stets nur in Einzahl vorhandenen Nucleolus und der dünnen schwach sichtbaren Kernmembran ist fast ungefärbt und weist nur eine feine Granulierung auf. — Fig. 37 zeigt, wie nun der Zerfall des Chromidialringes fortschreitet. Es finden sich nur noch Stücken desselben, die die Kerne zwar noch in normaler Weise umfassen, aber schon stark in ihrem feineren Bau verändert sind. Zugleich erscheint ein Teil gelockerter Chromidialmasse, feiner oder gröber verteilt, in einzelnen Partien des sonst fast ungefärbten Plasma und zwischen den Nahrungsresten. Dabei weist die Kerngröße bedeutende Schwankungen auf. Dies erläutert Fig. 38 genauer, die einem etwas weiter vorgerückten Stadium entnommen ist. Kern *a* hat noch fast normale Bedingungen, da er seine Lage in der Nische des Chromidialnetzes beibehalten hat und letzteres sich in seiner Umgebung erst ein wenig lockert. Dementsprechend zeigt er ein völlig normales Aussehen. Der Kern *b* dagegen ist auffallend klein. Er liegt zwar auch noch in einer Nische des Chromidialnetzes, doch ist dasselbe in seiner Umgebung stark gelockert. Kern *c* endlich fand sich frei im Plasma mitten zwischen den Diatomeenpanzern. Er zeigt ein auffallendes Mißverhältnis der perinucleolären Zone gegenüber dem Nucleolus. Dieselbe ist schmaler, dunkler und homogener, als dies bei normalen Kernen der Fall ist. Das Chromidialnetz wie der Gesamtkörper zeigten einen noch stärkeren Zerfall als in Fig. 37. In Fig. 39 *a* finden wir den Weichkörper noch mehr zerstört und in getrennte Massen und Stränge aufgelöst, die fast ganz von mehr oder minder gelockerten und zerfallenen Teilen des Chromidialnetzes erfüllt sind. Noch geringer sind die Reste des Weichkörpers in Fig. 40 und dabei völlig von den Resten des Chromidialnetzes durchdrungen. Die Kerne zeigen sehr verschiedenen Bau. Zwei finden sich bereits völlig außerhalb der Weichkörperreste frei in der Schale. Von hier führt ein Schritt zu den kernlosen Überbleibseln der Fig. 43, die zum Teil völlig homogen blaß oder wenig rötlich gefärbt erscheinen, zum Teil noch die Struktur der lockeren Chromidialtrümmer der vorigen Stadien erkennen lassen. Nur einige dunkle Massen könnten vielleicht als Kernreste gedeutet werden.

Diese Kernlosigkeit, die den größten Unterschied zwischen beiden Figuren bildet, findet ihre Erklärung durch die erwähnte Fig. 39. In derselben treffen wir sicher (bei n' und n'') zwei, vielleicht drei (auch bei n''') untergehende Kerne. Es erhellt daraus, daß ihr Untergang durch Austreten des Nucleolus durch die Kernmembran erfolgt. Das erschien mir wenigstens als die einzige mögliche Deutung dieser, sowie der in Fig. 42 *a* und *b* nach einem andern Präparat gegebenen Bilder. Die Kernform vor dem Untergang dürfte der in Fig. 40 bei *n'* gezeichneten entsprochen haben. Drei Kerne, einen heilen und zwei absterbende, habe ich endlich aus dem dritten von mir aufgefundenen einschlägigen Präparat hier abgebildet (Fig. 41). (Was der aus Fig. 39 *a* in *b* stärker vergrößert wiedergegebene Körper für eine Bedeutung hat, vermag ich nicht zu erklären.) Von Fig. 43 leiten Objekte mit noch geringeren Resten und ohne Spuren von Kernen zu leeren, nur mit Diatomeenpanzern erfüllten Schalen über.

Vergleicht man nun diese Degenerationserscheinungen mit den oben von den sechskernigen Arcellen beschriebenen, so fällt sofort die große Verschiedenheit auf, wenn auch einige Ähnlichkeiten nicht zu verkennen sind. In beiden Fällen spielen sich die ersten sichtbaren Veränderungen am Chromidialnetz ab, das seine ursprüngliche Gestalt und Struktur verliert, während die Kerne noch unverändert bleiben. Daraus darf natürlich noch nicht der Schluß gezogen werden, daß sich die Degeneration nicht unter dem Einfluß der Nuclei vollzöge. In beiden Fällen wird der Weichkörper vermindert. Dabei zeigt jedoch schon die Form des letzteren einen bedeutenden Unterschied. Sehr ins Auge fallen dieselben aber, soweit sie das definitive Verhalten der Kerne und des extranucleären Chromatins betreffen. Während sich letzteres bei den SCHUSTERschen Arcellen immer mehr körnig umbildete und schließlich diffus das Plasma durchdrang, ballte es sich bei meinen schließlich immer zu umgrenzten dichten Haufen von stärkster Färbbarkeit, wobei die des Protoplasma nur wenig zunahm. Dieselbe entgegengesetzte Tendenz fällt an den Kernvorgängen auf. Bei den sechskernigen Arcellen eine beträchtliche Vergrößerung zahlreicher, der Membran anliegender, Nucleolen auf Kosten des ursprünglich größten in der Mitte des Kernes gelegenen, so daß man sehr wohl an die Vorbereitung zu einer multiplen Kernvermehrung denken könnte. Bei den SCHUSTERschen Objekten erhält sich dagegen der einzige in der Mitte des Kernes gelegene Nucleolus allein, bis er aus dem kleiner werdenden Kerne ausgestoßen wird, so daß schließlich keine Spur von Kernen mehr zu finden war. Was ebenfalls an letzteren Präparaten auffiel, ist die oft sehr bedeutende Menge von gefressenen Diatomeen.

Es lag daher nahe, entsprechend den von HERTWIG (1903) geäußerten Anschauungen, über die Ursachen der Degeneration, die Gründe derselben bei den Arcellen aus der SCHUSTERschen Kultur in einer Überfütterung zu suchen. Es fällt dann sofort auf, daß, gerade wie HERTWIG dabei auch Cystenbildung erzielt hat, so auch in den SCHUSTERschen Präparaten nicht selten Cysten vorkamen. Daß sich nun in meinen Kulturen umgekehrt viele Encystierungen und weit weniger Degenerationserscheinungen eingestellt hatten, stimmt auch mit HERTWIGS Angaben für *Actinosphaerium* überein, wenn meine Kulturen Hungerkulturen waren. Nun hatte ich im allgemeinen für Zufuhr neuer Nahrung nicht Sorge getragen, außer bei der Abzweigung einiger Kulturen nach Beendigung der Encystierungsperiode. Daß die lebhaft sich vermehrenden Arcellen mit den ursprünglich reichlich vorhandenen Diatomeen bald fertig werden mußten, ist ja klar, und das verhältnismäßig seltene Vorkommen von Schalen der letzteren im Weichkörper unsrer Rhizopoden, wie es aus den Präparaten hervorging, scheint den Verdacht einer unzureichenden Ernährung der Arcellen zu bestätigen. Auf diesen Unterschied in den Ursachen und Bedingungen der Degeneration ist vielleicht auch die Verschiedenheit im Verlauf dieser Vorgänge bei beiden Kulturen zurückzuführen.

Über die Bildung von Sekundärkernen.

1. Beobachtungen.

Da Anfang August meine Kulturen sechskerniger Arcellen bis auf die Cysten völlig ausgestorben waren, suchte ich nach neuem Material und entdeckte dann auch in den im Eingange der Arbeit erwähnten Gläsern zahlreiche Arcellen. Beide Stämme wiesen, wie oben bereits erwähnt, einen charakteristischen Unterschied auf. Der eine bestand nämlich ausschließlich aus zweikernigen Arcellen, der andre weit zahlreichere nur aus vielkernigen, unter denen ich ein einziges zweikerniges Exemplar antraf.

Über den Bau der zweikernigen Arcellen brauche ich nicht viel Worte zu verlieren. Wie aus Fig. 44 erhellt, stimmt derselbe genau mit den Angaben und Darstellungen HERTWIGS (1899) überein. Zu bemerken ist nur, daß meine zweikernigen Arcellen bis 0,15 mm Durchmesser erreichten, während die von HERTWIG beobachteten nicht über 0,1 mm herauskamen. Dabei fanden sich für den Kern 0,013 mm, für den Nucleolus 0,008 mm durchschnittlicher Durchmesser. Letzterer wies auch hier einen deutlich vacuolisierten Bau auf. In einem Kern habe ich bei dieser Kultur nie mehr als einen Nucleolus beobachten können.

Das Chromidialnetz bildete einen schmaleren, dunkler gefärbten Ring als bei den oben geschilderten, sechskernigen Arcellen. Nur ein einziges zweikerniges Exemplar habe ich mit Sekundärkernen angetroffen. Es ist in Fig. 45 dargestellt, soll aber erst, damit Wiederholungen vermieden werden, bei den vielkernigen Tieren gleichen Entwicklungsstadiums besprochen werden.

Objekte letzterer Art waren es, die mich zuerst auf die hier zu besprechenden Vorgänge aufmerksam machten. Ich fand nämlich bei dem vielkernigen Stamm reichlich Exemplare, wie sie z. B. in Fig. 68 und 69 dargestellt sind, deren Weichkörper die Schale nur teilweise ausfüllte. Zunächst lag natürlich der Gedanke nahe, ob es sich hier nicht um Vermehrungserscheinungen handeln könne. Ich beobachtete solche normal aussehende Arcellen dieser Kultur deswegen längere Zeit, konnte aber keine wesentliche Veränderung wahrnehmen. Daraufhin tötete ich eine Reihe solcher Objekte ab und färbte sie mit Boraxkarmin (s. o.).

Von den so behandelten Tieren fielen mir nun sofort einige auf, deren Chromidialring nicht das normale Aussehen zeigte, sondern in große und kleine Brocken zerfallen war, die sich bei stärkerer Vergrößerung zumeist als runde Körperchen herausstellten. Da diese Beobachtung in die Tage meiner Abreise nach Rostock fiel, tötete ich die Kulturen in kurzen Zwischenräumen nach und nach ab und behandelte das ganze Material in der oben beschriebenen Weise. Jetzt habe ich endlich Zeit gefunden, die über dreihundert in diesen Präparaten enthaltenen Arcellen genau durchzusehen und teile die Ergebnisse im folgenden mit.

Was zunächst die normale oder Ausgangsform betrifft, so haben wir es mit Arcellen zu tun, die bis 0,15 mm Durchmesser erreichen, wenn auch die durchschnittliche Größe etwas geringer sein dürfte als bei dem zweikernigen Stamm. Die Objekte zeigen 5 bis 15 Kerne, die durchaus dem von Hertwig für die zweikernigen Exemplare angegebenen Bau entsprachen. »Jeder Kern ist ein ovales, selten kugeliges, von einer deutlichen Kernmembran umgebenes Bläschen.« Sein Durchmesser beträgt 0,005—0,009 mm. Im Inneren enthält er stets nur einen Nucleolus, »der gewöhnlich nahezu homogen aussieht; immerhin deutet dann eine undeutliche Körnelung auf eine reticuläre Struktur hin. Seine Färbungsfähigkeit ist nicht sehr bedeutend.« Dieselbe ist jedenfalls geringer als die des umgebenden Chromidialnetzes. Oft ist die Mitte ein wenig heller als die Peripherie. Die Größe der Nucleolen schwankt zwischen 0,003 und 0,0045 mm. »Der Raum zwischen Kernmembran und Nucleolus ist von einem äußerst zarten Reticulum durchsetzt. Dasselbe ist frei von Chromatin und macht daher an Kanadabalsam-Präparaten, welche in Karmin gefärbt wurden, den Eindruck einer fast farblosen körnigen Masse.« Auch hier zeigt sich jedoch ab und an die periphere Partie etwas dunkler.

Das extranucleäre Chromatin (Fig. 46) zeigt im allgemeinen das von Hertwig beschriebene Verhalten, wie es auch Fig. 44 für die zweikernige Arcelle darstellt. Es bildet einen Ring, der, nicht ganz peripher gelegen, den Stellen stärkster Schalenkrümmung folgt. Er ist gelappt und gebuchtet und enthält in ausgesparten Nischen die Kerne, unter und über denen natürlich noch Teile des Chromidialnetzes hinwegziehen können. Die reticuläre Struktur ist bei der Intensität der Färbung nicht so deutlich wie vielfach bei den sechskernigen Arcellen. Immerhin ist sie zu erkennen, wenn auch nicht an allen Stellen und bei allen Individuen gleich gut. Hier möchte ich nun darauf aufmerksam machen, daß die Breite des Chromidialringes beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Wir können zwei Typen unterscheiden, von denen der eine durch die besprochene Fig. 46, der andre durch Fig. 47 repräsentiert wird. Die Ringbreite des letzteren beträgt über das Doppelte von der des ersteren. Auch kann man bei den Exemplaren mit breitem Chromidialnetz kaum noch von Kernnischen sprechen. Die Nuclei liegen vielmehr in Höhlungen im extranucleären Chromatin, die oft nur durch dünne Kanäle mit dem übrigen schwach gefärbten Protoplasma verbunden sind, oft sogar allseitig abgeschlossen erscheinen. Natürlich sind beide Typen nicht immer scharf zu trennen.

In der Nähe dieses Ringes treffen wir nun in einzelnen Fällen, die ich in den Anfang der zu besprechenden Reihe stellen möchte, einige wenige runde Körperchen von verschiedener Größe, die zwischen 0,0015 und 0,0045 mm schwankt, vgl. Fig. 48, welche ein Exemplar mit fast typisch schmalem Chromidialring darstellt. Diese runden Körperchen, die an Intensität der Färbung etwa mit dem übrigen extranucleären Chromatin übereinstimmen, finden sich zum Teil in Buchten des letzteren, als wenn sie sich dort soeben aus ihm herausgeschält hätten, zum Teil schon weiter im Plasma, doch anfangs nur in dessen peripherer Zone. Über ihre Bildung habe ich nichts feststellen können und verweise daher auf Hertwigs genaue Darstellung derselben. Die runden Körperchen zeigen keine deutlich wabige Struktur, sondern sind nur undeutlich granuliert. An den Nucleolen der Primärkerne fällt in der vorliegenden Figur ein zentrales Bläschen auf, welches in Fig. 49 noch deutlicher hervortritt.

Auf dieser erscheinen die Nucleolen zum größten Teil im optischen Durchschnitt wie blaß gefärbte, innen und außen scharf begrenzte Ringe, nur zwei derselben zeigen deutlich ein grob vacuolisiertes Aussehen. Diese eigenartige Form der Primärkerne, die auch von Hertwig in seinen Fig. 5 und 6 auf Taf. XXXVII und Fig. 3 und 8 auf Taf. XXXVIII zur Darstellung gebracht wird, ist der Grund, weswegen ich hier die Fig. 49 bringe. Was die Zahl der gebildeten roten, runden Körperchen betrifft, schließe ich an Fig. 48 die Fig. 50 und 51 an. Die Zahl der in beiden vorhandenen roten, runden Körperchen ist ungefähr gleich. Sie sind jedoch in dem großen Objekt der Fig. 50 sehr viel kleiner als in dem Fig. 51 und ebenso finden sich dort nur noch magere Reste des Chromidialnetzes, das in Fig. 51 noch breit und kaum an einigen Stellen zerrissen ist. Besonders schön sind hier einige frisch im extranucleären Chromatin gebildete und noch völlig in demselben gelegene Rundkörperchen zu sehen, sowie die verschiedenen Stellungen, die sie im Laufe ihrer Verschiebung ins innere Plasma durchlaufen. Im allgemeinen scheint mir der Unterschied dieser beiden Figuren dem der Fig. 46 und 47 zu entsprechen. Bemerken möchte ich endlich noch, daß in beiden Figuren die Kerne keine ringförmig erscheinenden oder vacuolisierten Nucleolen enthalten, obwohl sie mir weiter vorgeschritten erscheinen als das Objekt der Fig. 48. Ebenso zeigt die Fig. 52, die sowohl mehr runde Körperchen, als auch einen stärker aufgelösten Chromidialring aufweist als in Fig. 49, also wohl als ein älteres Stadium angesehen werden darf, durchaus normale Nucleolen. Dasselbe werden wir bei fast all den noch zu besprechenden Präparaten finden. Übrigens ist an Fig. 52 noch darin ein Fortschritt gegenüber den früheren zu bemerken, daß die runden Körperchen nicht mehr durchaus peripher angeordnet sind, sondern sich im Plasma oberhalb der Schalenmündung bereits sehr zahlreich vorfinden. Dasselbe zeigt Fig. 53 für ein Objekt mit großen runden Körperchen und breitem kaum zerfallenen Rand. Überhaupt fand ich nicht selten einzelne, sehr häufig zahlreiche rote Körperchen oberhalb der Schalenmündung, hin und wieder auch eine diffuse Verbreitung derselben durch den ganzen Weichkörper (vgl. Fig. 52 ff.).

Hier mag nun auch die bisher aufgeschobene nähere Besprechung der Fig. 45 stattfinden. Die in derselben vorgeführte Arcelle unterscheidet sich von den entsprechenden Stadien vielkerniger Tiere nicht nur durch ihre Zweikernigkeit und die Anwesenheit eines anomalen Nucleolus, sondern vornehmlich durch das Verhalten des

Chromidialnetzes. Dasselbe bildet noch einen breiten, geschlossenen Ring und zeigt weit blassere Färbung als die ziemlich großen runden Körperchen, die ihm zum großen Teil eingelagert sind, sich aber auch sonst gleichmäßig in der oberen Plasmaschicht verteilt finden. Besonders deutlich tritt auf diesem Bild der wabige Bau des extranucleären Chromatins hervor. Dasselbe ist in seinen peripheren Teilen am dicksten, und nimmt von da gleichmäßig nach der Mitte hin ab, gegen die es in undeutlichen Rändern ausläuft. So zeigt das Objekt in dieser Hinsicht deutliche Übereinstimmung mit Hertwigs Fig. 4, Taf. XXXVII, während es sich durch den Kernbau, sowie die Anordnung und Struktur der runden Körperchen von ihr unterscheidet. Letztere differieren bei meinem Präparat durchaus nicht von dem sonst beobachteten Verhalten. Über die Folgerungen aus diesen Tatsachen werde ich weiter unten sprechen.

Bei einigen Objekten, die in diesen Kreis gehören, fand ich endlich noch einige Besonderheiten. Fig. 54 zeigt eine Arcelle mit großen roten Körperchen und, wenn auch stark zerteilten, so doch für die Menge der letzteren recht beträchtlichen Ringresten. Das Tier war besonders intensiv gefärbt, und zeigt an einer Menge besonders der am weitesten zentralwärts verschobenen runden Körperchen eine Veränderung, nämlich die Bildung einer sehr scharf hervortretenden Membran. Sie umzieht bei einzelnen derselben den rot gefärbten Teil in überall gleichem Abstand. Bei andern liegt dieser Teil der Membran eine Strecke weit oder an mehreren Stellen an. Wie aus den in Fig. 54*b* bei stärkerer Vergrößerung gegebenen Bildern ersichtlich, ist dabei der Gesamtkontur nicht immer kreisförmig, so daß es den Eindruck macht, als höbe sich die Membran blasenförmig von dem roten Körper ab. Letzterer zeigt meist die normale fein granulierte Beschaffenheit, aber oft bei den Objekten, bei denen sich die Membran erst teilweise abgehoben hat, merkwürdig unregelmäßige Gestalt. Der Zwischenraum zwischen der sehr deutlichen Membran und dem roten Körper zeigte keine Färbung. Nur in einzelnen Fällen glaubte ich feinste Stränge wahrnehmen zu können, die von der Zentralmasse zur Peripherie zogen. Unter den runden Körperchen, die noch an keiner Stelle eine derartig abgehobene Membran aufwiesen, fielen mir einige durch das schärfere Hervortreten ihrer Konturen auf. Ich möchte daher annehmen, daß bei ihnen die Membran bereits vorhanden oder in Bildung begriffen war, dem dunkel gefärbten Körper aber überall dicht anlag, so daß ich sie bei der intensiven Färbung des Ganzen nicht von ihm unterscheiden konnte. Die Verschiedenheiten in der Größe haben auf diesem Stadium selbst die am weitesten entwickelten runden Körperchen bewahrt. Ich kann darin nur Hertwigs Angabe bestätigen. Neben diesen Formen der roten Körperchen finden sich, besonders am Rande des hellen zentralen Plasma auch solche, die keine Verschiedenheit von den in den vorigen Figuren dargestellten aufweisen. Ebenso scheint an mehreren Stellen in dem vorliegenden Objekte noch die Neubildung dieser Körperchen aus dem Chromidialnetz anzudauern.

Noch manche andre Präparate zeigten dieselbe Abweichung von den früheren Figuren wie das eben beschriebene. Aus einem derselben stammen die in Fig. 56 gezeichneten runden Körperchen. Von ihnen weist einer, der im optischen Durchschnitt dargestellt ist, bei dieser Betrachtung eine ähnliche Ringform auf wie die Nucleolen in den Fig. 48 und 49. Dieselbe dürfte auch hier wohl auf eine helle, im Innern des Rundkörperchens gelegene Blase deuten. Dagegen spricht zwar, daß gerade das Zentrum des Ringes wieder etwas dunkler gefärbt ist. Doch könnte diese Erscheinung von einer umschriebenen Verdickung in der äußeren roten Schicht herrühren, in dem über oder unter unserm optischen Schnitte gelegenen Teile des Körperchens. Solche Verdickungen treten ja auch auf unsrer Figur hervor. Sie geben dem Ringe eine eckige äußere Begrenzung, die ein ähnliches Aussehen der Membran bewirkt. Eine Deutung für das Auftreten dieser Form von runden Körperchen habe ich nicht finden können.

Die Membranbildung finden wir auch in Fig. 55 hier und da wieder, doch sind es andre Eigentümlichkeiten derselben, die uns hier interessieren. Das Objekt besitzt bei starker Auflösung des Chromidialringes eine außerordentlich große Anzahl von runden Körperchen. Von diesen erscheinen einige besonders große im ganzen blasser, machen aber zum Teil nicht den gewöhnlichen homogenen Eindruck. Es sind nämlich in ihnen dunklere Partien erkennbar, die stets durch hellere völlig voneinander getrennt werden. Jeder peripher gelegenen dunkleren Stelle entspricht auch eine Vorwölbung am Rande des Körperchens. So entsteht denn eine rosettenartige Figur, die den Anschein macht, als sei sie aus mehreren rundlich eiförmigen Teilstücken zusammengesetzt, deren Mitte von einer stärker tingierbaren Substanz eingenommen wird als die Ränder. Die meisten derart gebauten Rundkörperchen schienen mir sieben periphere Ovoide zu enthalten, denen meistens nicht genau in der

Mitte ein achtes wohl entsprechend seiner Stellung mehr kugelig erscheinendes aufgelagert war. Die Fig. 56 und 57 zeigen diese Rosetten bei stärkerer Vergrößerung. Über die Gesamtzahl der sie zusammensetzenden Körperchen, deren mir hier und da zwölf vorhanden zu sein schienen, sowie über deren feinere Struktur habe ich mit den mir zur Verfügung stehenden Linsen an Totalpräparaten keine sicheren Erfahrungen mehr sammeln können. Ich möchte jedoch annehmen, daß sie nach allen Richtungen des Raumes gleichartig gebaut sind, da sie aus den runden Körperchen entstanden sind, deren Kugelform mir aus zufällig auf der hohen Kante stehenden Arcellen bekannt ist. Eine Verteilung der Körperchen in einer Weise, daß alle Richtungen des Raumes einander gleichwertig erscheinen, und die Anordnung selbst nur durch die Zahl der Teilstücke bestimmt erscheint, wie es bei einer aus innern Gründen erfolgenden Differenzierung aus der Kugelform zu erwarten wäre, wird erreicht, wenn die entstehenden Körper entsprechend den Ecken oder den Flächenmittelpunkten eines regulären Vielflächners angeordnet sind. Eine Stellung, wie sie die Teilstückchen in unserm Fall zeigen, würde etwa den Flächenmittelpunkten des regulären Zwölfflächners (bzw. den Ecken des regulären Zwanzigflächners) entsprechen. In diesem Falle ließen sich leicht Bilder gewinnen, die sieben deutlich randständige Körperchen und ein nicht genau in der Mitte gelegenes zeigen. Vier Körperchen, die tiefer lägen, wären bei dieser Stellung verdeckt. Dem entsprechen die Bilder, die ich erhalten habe, durchaus.

Über die Entstehung und das spätere Schicksal dieser Ovoide muß ich noch einige Andeutungen, die ich gefunden, nachtragen. Es finden sich nämlich runde Körper, bei denen ein Zerfall in einzelne Teilstücke nur schwach angedeutet ist. Einen solchen mit Membran zeigt uns Fig. 56*a*. Anderseits treffen wir, wie in Fig. 55, auf Haufen von kleinen roten Körperchen, die mehr oder weniger dicht aufeinander gepackt sind und der Größe nach mit den oben beschriebenen, die Rosettenfiguren zusammensetzenden Ovoiden ungefähr übereinstimmen. Mir scheint also, daß sich diese Rosettenformen aus großen bereits frei im Plasma befindlichen Rundkörperchen durch Differenzierung bilden, um später in einen Haufen kleinerer Teilstücke zu zerfallen. Dabei müßte allerdings eine Umformung insofern statthaben, als die nach dem Zentrum zu stark ausgezogene Form der Teilstückchen in den Rosetten bei deren Zerfall in die runde übergingen, da ich nie Eiform bei den kleinen freien roten Körperchen bemerkt habe.

Weitere Entwicklungsstadien der runden Körperchen habe ich bisher noch nicht gefunden. Niemals habe ich ein Objekt getroffen, das keine Spuren des Chromidialnetzes mehr enthalten hätte. Auch die Kerne waren gerade bei den meiner Meinung nach am weitesten fortgeschrittenen Individuen völlig normal, höchstens mochte die perinucleoläre Zone bei einigen etwas dunkler gefärbt sein als bei den in der Einleitung beschriebenen normalen Kernen. Auch der Unterschied zwischen Objekten mit breitem und solchen mit schmalem Chromidialring habe ich nur bis zu dem den Fig. 52 und 53 entsprechenden Stadien verfolgen können.

Endlich möchte ich hier aber doch noch zwei Präparate erwähnen. Das eine derselben ist in Fig. 58 dargestellt. Die Zeichnung *a* dieser Figur zeigt uns den innerhalb der Schale befindlichen Teil des Weichkörpers. Derselbe entspricht etwa den Stadien der Fig. 51 und 52, zeigt geringe Reste des Chromidialnetzes und völlig normale Kerne. Auffallend war bei dem Tier nur, daß das Protoplasma vor der Schalenmündung einen Klumpen bildet. Er ist in Fig. 58 *b* dargestellt und enthält einige teils kleinere, teils größere etwas aufgelockert erscheinende runde Körperchen. Zwei Deutungen liegen hier nahe. Entweder handelt es sich um das Auswandern eines Teiles des Plasma mit runden Körperchen, der vielleicht in Gestalt einer großen Amöbe sich entfernen, vielleicht aber vorher in kleine Amöben mit je einem Rundkörperchen zerfallen soll, vielleicht auch dem Untergang geweiht ist, oder es könnte der erste Beginn eines Teilungsvorganges sein, indem ein Teil des Protoplasma mit runden Körperchen auszuströmen anfängt.

Daß ein solcher Vorgang möglich ist, darauf hat mich das zweite Präparat geführt. Anfangs hielt ich das Bild, das Fig. 59 darstellt, für das Endstadium der oben geschilderten Bildung von runden Körperchen. Es zeigt einen allseitig von der Schale zurückgezogenen Weichkörper, in dem sich keine Spur eines deutlich differenzierten Chromidialnetzes mehr nachweisen ließ. Dabei ist es ganz und gar von roten Körperchen in den verschiedensten Stadien erfüllt. Es lassen sich in ihm deutlich zwei Partien unterscheiden. Eine, die mittlere, sieht besonders dunkel aus, entsprechend ihrer bedeutenden Dicke. Sie quillt aus der Schalenmündung hervor und zeigt bei hoher und besonders bei ganz tiefer Einstellung des Mikroskops dicht gehäufte, rote Körperchen. Dieser dicke, mittlere Klumpen geht, über den inneren Rand der eingestülpten Schalenmündung in dünner Schicht hinwegziehend, rings in die wieder dickere und daher stärker gefärbte periphere Partie über. Dieselbe ist der die Schalenmündung umgebenden tiefsten Stelle des Gehäuses eingelagert. Sie läßt am Rande Stellen verschiedener Dichte erkennen. Ich deutete mir dies Verhalten anfangs so, daß eine Arcelle nach Vollendung der Rundkörperchenbildung ihre Schale verläßt, um in Fortpflanzungskörper zu zerfallen. Bei dem zunächst vergeblichen Suchen nach den Primärkernen fielen mir jedoch einige Gebilde auf, die ich im Anfang auch für Rundkörperchen gehalten hatte. Sie lagen alle nur wenig auswärts von der dünnen Übergangszone in der peripheren Portion des Weichkörpers. Sie sind in Fig. 59*b* stärker vergrößert wiedergegeben und machen mir den Eindruck von Kernspindeln. Sie weichen in ihrem Aussehen allerdings etwas von den Abbildungen HERTWIGS ab und zeigen etwas, wenn auch nur sehr wenig, mehr Ähnlichkeit mit der deutlichen Chromosomenbildung der höheren Formen. Dabei erreichen sie aber nicht annähernd ein Verhalten, wie es SCHEWIAKOFF (1888) für *Euglypha* schildert. Somit mußte ich annehmen, daß die vorliegende Arcelle in Teilung begriffen sei und es fiel mir nun sofort die Ähnlichkeit mit HERTWIGS Fig. 1 auf Taf. XXXVIII auf. Ob in beiden Portionen des Weichkörpers die gleiche Anzahl roter Körperchen vorhanden war, konnte ich nicht feststellen. Dieselben waren von sehr verschiedener Größe, und die Anwesenheit rosettenförmiger Körperchen sprach gegen die Annahme, daß sie soeben eine Teilung durchgemacht hätten. Im allgemeinen schienen mir die Rundkörperchen des peripheren Teils durchschnittlich kleiner als die des zentralen. Ist somit die Möglichkeit eines Teilungsvorgangs bei Arcellen mit zahlreichen Rundkörperchen erwiesen, wobei letztere auf beide Individuen verteilt werden, während an den Primärkernen wie gewöhnlich eine Karyokinese abläuft, so ist auch für die vorige Figur eine entsprechende Deutung plausibel.

2. Theoretische Erörterungen.

Gehen wir nun zur theoretischen Besprechung dieser Ergebnisse über, so ist zunächst die Frage zu beantworten, ob wir es hier mit demselben Vorgang zu tun haben, den HERTWIG (1899) als Bildung zahlreicher Sekundärkerne zwecks Übergang der Arcella aus dem zwei- in den vielkernigen Zustand aufgefaßt hat. Hierbei ist zu beachten, daß meine Beobachtungen bis auf eine sämtlich an vielkernigen Individuen angestellt sind. Wir wollen daher zunächst die einzige zweikernige Form, die ich bei dieser Serie beschreiben konnte, besprechen im Vergleich mit Hertwigs Fig. 4 auf Taf. XXXVIII. Dabei fällt uns sogleich die Ähnlichkeit beider in Form, Bau und Begrenzung des Chromidialnetzes in die Augen. Auch das Färbungsverhältnis der Sekundärkerne zum letzteren ist genau dasselbe. Das Fehlen runder Körperchen mit heller Blase im Zentrum bei meinem Präparat halte ich für unbedeutend, da sich auch in Hertwigs Abbildung eine größere Zahl von homogenen Sekundärkernen findet, es also unwahrscheinlich ist, daß dieser Unterschied ein Kriterium für zwei verschiedene Entwicklungsreihen sein sollte. Dasselbe gilt von dem einen anomalen Kern meiner Arcelle. Somit bleibt als wesentlichster Unterschied die verschiedene Verteilung der roten Kugeln in beiden Objekten und ich trage daher kein Bedenken, dieselben als sehr ähnliche Stadien derselben Entwicklungsreihe einzuordnen.

Für die Bedeutung der Vacuolisation des Nucleolus durch ein oder mehrere helle Bläschen als Anfangsstadium der Kernentartung habe ich nichts Positives beibringen können. Meine Beobachtungen, wie sie oben diesbezüglich bereits angegeben sind, scheinen mir dieser Auffassung nicht günstig. Doch könnte bei der kleinen Zahl einschlägiger Präparate sehr wohl der Zufall seine Hand im Spiele haben.

Denselben Unterschied nun, den ich zwischen meiner zweikernigen Arcella und den übrigen ähnlichen Stadien vielkerniger beobachten konnte, nämlich, daß bei letzteren die runden Körperchen dieselbe und keine dunklere Färbung als das Chromidialnetz aufweisen, und dessen abweichenden Bau im ersteren Falle, denselben Unterschied finde ich auch zwischen Hertwigs Fig. 4, Taf. XXXVII, und den folgenden Figuren derselben Tafel. Nichtsdestoweniger zieht dieser Forscher beide Formen zu derselben Entwicklungsreihe.

Ich möchte nun gleich hier die Fig. 5—7, Taf. XXXVII, sowie 3 und 8 bis 10 auf Taf. XXXVIII mit meinen entsprechenden Figuren vergleichen (die Fig. 3, Taf. XXXVII, scheint mir völlig anders und eher meinen Fig. 26—29 vergleichbar). Den Unterschied zwischen Hertwigs und meinen Präparaten, den ich in der diffuseren Verteilung der runden Körperchen bei mir finde, habe ich bereits erwähnt. Ein zweiter betrifft das extranucleäre Chromatin und besteht darin, daß dasselbe bei meinen Objekten seinen Platz während der Rundkörperchenbildung nicht ändert, sondern, wenn es durch die Differenzierung immer neuer roter Körperchen völlig in kleine Brocken zerfallen ist, diese selbst dann noch deutlich in ihrer Gesamtheit die ursprüngliche Ringfigur erkennen lassen, während höchstens einzelne feine Brocken sich, mit den runden Körperchen mehr zentralwärts verschoben, im Plasma finden. Dies Verhalten ist bei HERTWIG nur angedeutet in Fig. 6, Taf. XXXVII, während Fig. 5 derselben Tafel gerade umgekehrt die stärksten Chromidien in unmittelbarer Nähe der Schalenmündung zeigt, was ich bei meinen Objekten nie konstatieren konnte. In Fig. 7 der zitierten Tafel sind die Ringreste gleichmäßig durch den von den Sekundärkernen eingenommenen Raum verteilt. Auch solche Bilder sind mir nicht vorgekommen. Dieser Unterschied erscheint mir kein prinzipieller, und es dürfte wohl schon ein Rassenunterschied der beobachteten Arcellen genügen, um ihn zu erklären.

Ein weiterer Differenzpunkt ist die Struktur der runden Körperchen selbst. Im Gegensatz zu den von HERTWIG in Fig. 9 und 10, Taf. XXXVIII, gegebenen Sekundärkernen fand ich dieselben bei meinen Arcellen stets nur gleichmäßig granuliert. Dies kann vielleicht darauf zurückgeführt werden, daß ich die von HERTWIG gezeichnete Struktur mit den schwächeren optischen Hilfsmitteln, welche ich angewandt, übersehen habe. Daß HERTWIG die von mir beobachteten Membranen und Rosettenformen nicht beschreibt, dürfte vielleicht so zusammenhängen, daß mir zum Teil schon weiter entwickelte Stadien vorgelegen haben.

Es scheinen mir also die besprochenen Unterschiede nicht bedeutend genug, mich zu verhindern, die von HERTWIG und mir zur Darstellung gebrachten Zustände unsers Protisten derselben Entwicklungsreihe einzuordnen, gestützt besonders auf die in beiden Fällen völlig gleiche Entstehung der roten Körperchen aus dem Chromidialnetz. (Vgl. meine Fig. 51 mit HERTWIGS Fig. 8*a* auf Taf. XXXVIII.) Auch will es mir nicht wahrscheinlich vorkommen, daß sich bei derselben Gattung zwei in den Bildern, die sie ergeben, so außerordentlich ähnliche Entwicklungsreihen von grundverschiedener Bedeutung finden sollten.

Nun kann ich dann leider nicht mit HERTWIG in der Bildung der runden Körperchen den Übergang von der Zwei- in die Vielkernigkeit erblicken. Denn, wenn ich auch die Bildung deutlicher Membranen, die in HERTWIGS Kultur noch nicht entwickelt waren, gesehen habe, so waren die Sekundärkerne auf diesem Stadium doch noch von sehr ungleicher Größe, und ich habe mich ebensowenig wie HERTWIG durch Augenschein von ihrem Übergang in normale Kerne überzeugen können. Umgekehrt scheint mir durch die Bildung der rosettenförmigen Körper wenigstens ein Teil derselben einen Weg in andrer Richtung einzuschlagen.

Ferner habe ich gerade auf den letzten Entwicklungsstadien dieser Reihe die Primärkerne stets von normalem Aussehen gefunden. Wie wenig sie bei diesen Objekten degeneriert sind, beweisen sie am besten dadurch, daß sie, wie aus Fig. 59 ersichtlich, noch einer richtigen karyokinetischen Teilung fähig sind. Warum sollten sie also durch neue Kerne ersetzt werden.

Da übrigens meine Arcellen schon von Anfang an vielkernig sind, kann die Ausbildung dieses Zustandes nicht wohl als der Zweck der Sekundärkernbildung betrachtet werden. Ich möchte dazu noch bemerken, was sich aus dem Größenverhältnis meiner zwei- und vielkernigen Arcellen ergibt, daß dieser Unterschied nämlich mit der Größe des Weichkörpers nicht in einem so einfachen Zusammenhang steht, wie ihn AUERBACH (1856) angibt. Überhaupt kann ich nach dem bisher Gesagten einen leicht verständlichen Grund für den Übergang eines Zustandes in den andern nicht sehen. Auch ist mir nicht klar geworden, warum HERTWIG die drei Kerne der Fig. 2 auf Taf. XXXVII als primäre, die fünf der Fig. 2, Taf. XXXVIII, aber als sekundäre bezeichnet. (Das Chromidialnetz zeigt in letzterer Figur übrigens Ähnlichkeit mit den in den ersten Vorbereitungsstadien für die Encystierung zur Beobachtung kommenden Zuständen.) Warum ich Zweifel habe, ob HERTWIGS auf S. 374 mitgeteilten Beobachtungen an *Echinopyxis* und *Difflugia* hierher zu ziehen sind, geht aus dem darüber bereits oben Dargelegten hervor. Eher könnte man vielleicht VERWORNS Beschreibung vielkerniger Difflugien (1888) hierher ziehen, doch gibt dieser Forscher eine ganz andre Deutung der Verhältnisse, die durch die Übereinstimmung der zahlreichen Kerne mit normalen stark gestützt wird.

Über die Reduktion der Kernzahl möchte ich, da sie mit der Auffassung der Sekundärkerne im Zusammenhang steht, gleich hier noch einige Worte sagen. Ich selbst habe derartige Erscheinungen nicht beobachten können. Was HERTWIGS Fig. 1—3 auf Taf. XXXIX betrifft, so zeigen die Kerne großenteils denselben Bau wie in meiner zuerst geschilderten Kultur, nur den beiden großen der Fig. 1 habe ich kein Gegenstück an die Seite zu stellen. Übrigens sieht in Fig. 1 und 2 kein Kern so aus, wie es die von HERTWIG beobachteten sonst gewöhnlich tun. Wenn sie deswegen alle dem Untergang geweiht wären, könnte man doch nicht mehr von einer Reduktion der Kernzahl sprechen. Dabei erinnert mich das Aussehen des extranucleären Chromatin sehr an die Bilder bei der nach den Präparaten Herrn SCHUSTERS beschriebenen Degeneration. Sollte es sich hier um einen der anscheinend so variabeln Entartungsvorgänge handeln?

Wenn ich nun, wie aus dem Gesagten hervorgeht, nicht der Ansicht bin, es handele sich bei der Bildung der runden Körperchen um die Entstehung einer neuen Kernregeneration, welche bestimmt ist, die frühere abzulösen, so bleibt für mich nur die Möglichkeit, die vorliegenden Verhältnisse als Vorbereitung zu multipler Vermehrung aufzufassen, d. h. ich komme zu der Anschauung, die HERTWIG in seiner Arbeit von 1877 vertritt. Diese Bedeutung der geschilderten Vorgänge scheint mir um so sicherer, als SCHAUDINN (1903) bereits bei *Centropyxis* eine solche Vermehrungsweise mit nachfolgender Konjugation beobachtet hat. Über die näheren Umstände, bei den folgenden Vorgängen sind natürlich nur Vermutungen möglich. Ob die von BÜTSCHLI (1875), CATTANEO (1878) und von PÉNARD (1890) beobachtete Brutbildung mit dem Auftreten dieser Sekundärkerne in Zusammenhang steht, ist äußerst fraglich. Die vom letzteren geschilderten Embryonen stimmen auffallend in Bau und Benehmen mit den von mir in fast leeren Arcellenschalen beobachteten kleinen Nuclearien überein. Nur die poche très mince habe ich bei letzteren nie gesehen.

Aber selbst, wenn ich kleine einkernige Arcellen, die ich zahlreich in meinen Kulturen fand, in diesen Entwicklungskreis ziehen wollte, würde dadurch noch nichts klarer (vgl. Fig. 60).

Natürlich bleibt nun auch die Frage nach dem Verhältnis der Zwei- zur Vielkernigkeit bei *Arcella* offen. Daß die Zweizahl der Kerne eine besondere Rolle spielt und nicht auf dieselbe Stufe mit jeder beliebigen andern Zahl gestellt werden darf, geht, scheint mir, schon aus der größeren Häufigkeit jener Zahl jeder einzelnen andern gegenüber hervor. Daß auch Stämme stets sechskerniger Arcellen vorkommen, bestätigt zunächst nur HERTWIGS Angabe über die Zweiteilung dieser Form. Immerhin muß ich mich CARTER, LEIDY und GRUBER gegenüber an die Ansicht HERTWIGS und BÜTSCHLIS anschließen, daß Vielkernigkeit bei *Arcella* außerordentlich häufig ist, und selbst recht hohe Kernzahlen (größere, als PÉNARD für *Arcella polypora* angibt) durchaus nicht selten vorkommen. Ob solche höhere Kernzahlen stets mit Besonderheiten im Schalenbau Hand in Hand gehen, weiß ich nicht. Ob selbst dann diese Zahlen für eine besondere Rasse in Anspruch genommen werden können, scheint fraglich.

Ehe wir nicht den ganzen Lebenskreis unsres kleinen Rhizopoden kennen, wird die oben erörterte Frage wohl ungelöst bleiben.

Über die Verschiedenheit der Kerne möchte ich noch bemerken, daß die Einzahl oder Mehrzahl der Nucleolen vielleicht mit den Lebensbedingungen zusammenhängen dürfte, doch nicht direkt, als ob sich bei Hunger der eine, bei reichlicher Nahrung der andre Zustand herausbilde, sondern wahrscheinlich indirekt, indem das Auftreten mehrerer Nucleoli bestimmten Zuständen im Leben der Tiere entspricht, deren Eintreten seinerseits wieder durch entsprechende Gestaltung der Lebensbedingungen hervorgerufen wird.

Eine ähnliche Differenz im Kernbau wie bei *Arcella* dürfte bei *Cyphoderia* vorliegen. Für diese Form gibt Pénard nur einen Nucleolus, F. E. Schulze (1875) einen oder wenige an. Dem gegenüber gibt Gruber (1896) mehrere Binnenkörper an, die »an beliebigen Stellen im Kerne suspendiert sind«. Immerhin zeigt seine Fig. 9 *A* unter andern einen deutlich der Membran anliegenden Binnenkörper. Von in dieser Hinsicht verschieden gebauten Kernen bei demselben Rhizopoden bringt Pénard übrigens noch eine Reihe Darstellungen von andern beschalten Formen.

Auch die sehr verschiedenen Bilder, die das extranucleäre Chromatin bietet, erscheinen mir nicht zufällig, sondern ich glaube, daß jeder bedeutende Unterschied in seinem Habitus typisch einem bestimmten Zustande des Gesamtkörpers entspricht. Daß wir noch weit entfernt sind, alle Bilder zu verstehen, die wir an diesem kleinen Rhizopoden sehen, brauche ich wohl nicht erst zu sagen. Ein Beispiel sind jene Exemplare mit sternförmig von der Schale zurückgezogenem Weichkörper, zu deren Kenntnis ich Fig. 61 und 62 beitragen möchte. Auch sonst sind mir manche Zustände vor die Augen gekommen, für welche mir bisher jede Deutung fehlt.

Einige einzelne Beobachtungen.

Zum Schluß noch einige Einzelheiten. Unter den paarweise vereinigten Arcellen, die ich fixiert und gefärbt habe und die ich größtenteils entsprechend der Färbung der Schalen als Teilungsstadien gedeutet, möchte ich hier zwei Objekte erwähnen. Das eine, ein deutlicher Teilungszustand (Fig. 63), zeigt in der kleineren Schale einen normalen, sechskernigen Weichkörper, wie ich überhaupt bei den Teilungsstadien Kerne und Chromidien bereits wieder normal getroffen habe; in der größeren fanden sich dagegen dicht zusammengedrängt fünf Kerne mit sehr wenig Plasma. Auch an ihnen waren

Spuren einer vorhergegangenen Kernteilung nicht mehr zu sehen. Der beide Tiere verbindende Plasmastrang hatte sich bereits sehr verdünnt. Ich habe dies Bild als der von BLOCHMANN (1888) für *Euglypha* beschriebenen Reduktionsteilung entsprechend aufgefaßt, die von PROWAZEC (1900*b*) auch für *Nebela collaris* bestätigt wurde, also eine bei den Rhizopoden weiter verbreitete Erscheinung sein dürfte.

Das zweite Präparat zeigt im Innern der einen Schale eine normale sechskernige Arcelle, in der andern eine Cyste. Es handelt sich also weder um Konjugation noch um Teilung, sondern ein Zufall hat die beiden Vorgängen entsprechende Schalenanordnung herbeigeführt. Sollten ähnliche Erscheinungen besonders in dicht bevölkerten Kulturen, nicht auch sonst manchmal rein zufällig und ohne tiefere Bedeutung sein? SCHAUDINN hat über diesen Punkt bereits geäußert (1903), »daß diese häufig beobachtete Kernverschmelzung ebensowenig wie die Plasmogamie etwas mit der Befruchtung zu tun hat«.

Wie vorsichtig man sein muß, lehrt endlich Fig. 49. Wenn unsre Annahme, daß die Bildung der runden Körperchen der Beginn einer Zerfallteilung sei, richtig ist, so würde derjenige, welcher ein solches Objekt im Leben weiter verfolgte, vermutlich bald nach der völligen Trennung der Individuen, wenn nicht schon früher, eine multiple Vermehrung beider zu sehen bekommen. Wie nahe läge dann der Irrtum, diesen Vorgang als durch die voraufgegangene vermeintliche Konjugation bedingt, anzusehen. Da übrigens, nach den bisherigen Beobachtungen auf Konjugation Encystierung oder Embryonenbildung, oder keins von beiden folgen kann, vielleicht auch Degeneration (vgl. RHUMBLER 1896, Taf. IV, Fig. 21), so kann sich anscheinend alles das an diese Konjugation anschließen, was bei beschalten Rhizopoden auch sonst passieren kann. Das scheint doch sehr für SCHAUDINNS Ansicht zu sprechen.

Am Schluß möchte ich noch eine andre Beobachtung bringen. Unter meinen Präparaten, die mir die Bildung der runden Körperchen zeigten, fand ich eine große Zahl von Objekten, deren Schale nur einen Rest des Weichkörpers mit Sekundärkernen und wenigen normalen Nuclei enthielt (vgl. Fig. 69). Andre erfüllten noch den größten Teil ihrer Schale, zeigten aber an einer Stelle einen, von einer bogenförmigen Linie ausgeschnittenen Defekt (Fig. 68). Zuerst glaubte ich, es habe hier zu Vermehrungszwecken ein Teil des Weichkörpers die Schale verlassen, doch machten mich bald Objekte stutzig, bei denen noch kein einziger Sekundärkern gebildet war, wie in Fig. 67, bei denen vielmehr der größere oder kleinere Weichkörperrest, ganz normale Chromidial- und Kernverhältnisse aufwies. Immerhin unterschieden sich einige durch lebhafter rot gefärbte Stränge im Plasma an der bogenförmigen Defektgrenze von normal gebauten Tieren. So erschien mir dann eine andre Deutung als die oben bezeichnete plausibler.

Ich hatte nämlich bei einigen Arcellen, die einen derartigen Defekt aufwiesen, eine Zerstörung der Schale bemerkt, wie in Fig. 66 sehr auffallend zu sehen. Einmal darauf aufmerksam, konnte ich bei den meisten ähnlich veränderten Arcellen eine Schalenverletzung entdecken. Dieselbe war meist nur klein, befand sich an der Peripherie der Schale, etwa in der Mitte des Bogens, über welchem der Defekt im Weichkörper ausgespart war. Wenn man nun bedenkt, wie leicht ein kleinerer Riß oder ein kleines auf der Unter- oder Oberseite der Schale gelegenes Loch bei entfärbten Gehäusen im Balsam der Aufmerksamkeit des Beobachters sich entziehen kann, ist es wohl nicht unwahrscheinlich, daß alle diese Defekte im Weichkörper auf perforierende Verletzungen der Schale zurückzuführen sind, von denen sich das Plasma allseitig eine Strecke weit zurückgezogen hat. Daß hierbei der betroffene Teil des Chromidialringes nicht einfach gewissermaßen eingestülpt wird, zeigen die Figuren. Er scheint also mit den Kernen den intakten Partien zuzuströmen.

Daß eine Läsion der Schale solche Anomalie im Gefolge habe, ließ sich natürlich experimental leicht nachweisen. Vorher untersuchten und normal befundenen zweikernigen Arcellen wurde die Schale an einer Stelle verletzt, und ich erhielt z. B. das Bild Fig. 65. Demnach würde das Zusammentreffen solcher Defekte mit den verschiedenen Stadien der Sekundärkernbildung rein zufällig sein. Der Häufigkeit nach entspricht dasselbe auch durchaus dem Zahlenverhältnis dieser Stadien zu den normalen in meinen Präparaten. Natürlich ist damit nicht ausgeschlossen, daß sich ebensolche Bilder auch in anderm ätiologischen Zusammenhang ergeben könnten.

Über den Anfang des oben besprochenen Vorgangs gaben mir zwei Präparate noch folgendes Bild. An der der Perforation nächsgelegenen Stelle des Weichkörpers geht der Chromidialring auseinander, und es bildet sich hier zunächst eine Vorwölbung des Plasma, die eine Vacuole enthält (Fig. 53). Fig. 64 zeigt nun, daß sich Plasmafortsätze zu beiden Seiten des Weichkörpers anheften können. Ob dies unter Entleerung der ersten Vacuole geschieht und die der Fig. 64 eine neugebildete ist, kann ich nicht angeben.

Ähnliche Plasmafortsätze, welche die Enden des mehr oder weniger mondsichelförmigen Weichkörpers älterer Stadien an die Schale heften, sind besonders deutlich in den Fig. 67 und 68, die zugleich die volle Übereinstimmung der Vorgänge an Objekten mit und ohne Sekundärkernen erläutern. Nicht zu sehen ist dies Verhalten in Fig. 66 und 65, von denen das letztere Exemplar sich sonst durch besondere Deutlichkeit der Epipodien auszeichnet.

Daß sich auch bei zwei Verletzungen die Vorgänge ganz analog abspielen, wie zu erwarten war, zeigten mir einige Präparate.

Bei dieser Sachlage ist natürlich eine Schalenregeneration ausgeschlossen, wie VERWORN dies 1888 bereits für *Difflugia* festgestellt hat. Im einzelnen stimmen aber meine einschlägigen Beobachtungen an *Arcella* nicht mit den Vorgängen bei *Difflugia* überein, bei der nach VERWORN eine Veränderung des Weichkörpers durch die Schalenverletzung nicht gesetzt wird.

Das definitive Verhalten des Weichkörpers nach Perforation oder Zertrümmerung der Schale habe ich nicht beobachtet.

Ich schließe meine Arbeit mit der Hoffnung, daß dieser Beitrag, der leider so unvollständig bleiben mußte, für einen andern mit Protozoenstudien beschäftigten Autor irgendwie von Nutzen sein möge, und so förderlich zur Klärung des Lebensganges bei unsern beschalten Süßwasserrhizopoden.

Rostock, im November 1904.

Literatur.

1. AUERBACH, 1856. Über die Einzelligkeit der Amöben. Diese Zeitschr. Bd. VII.
2. H. BLANC, 1892. Les difflugies de la faune profonde du Lac Léman. Extr. de Récueil inaugural de l'Université de Lausanne.
3. BLOCHMANN, 1888. Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata. Morphologisches Jahrb. Bd. XIII.
4. BÜTSCHLI, 1875. Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Arcella vulgaris. Archiv für mikr. Anat. Bd. XI.
5. CATTANEO, 1878. Intorno all' Ontogenesi dell' Arcella vulgaris. Atti della Societa Italiana di science naturali.
6. R. HERTWIG, 1877. Studien über Rhizopoden. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. XI.

7. R. Hertwig, 1899. Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella. Festschrift zum 70. Geburtstag von Karl v. Kupffer.
8. —— 1903. Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift für Haeckel.
9. —— u. Lesser, 1874. Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. X. Suppl.
10. Pénard, 1890. Études sur les Rhizopodes d'eau douce. Mémoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève. T. XXXI.
11. —— 1902. Faune Rhizopodique du bassin du Léman. Genève.
12. Prowazec, 1900a. Cystenbildung bei Protozoen. Zeitschrift für angew. Mikroskopie. Bd. V.
13. —— 1900b. Protozoenstudien. II. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien.
14. Rhumbler, 1896. Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. IV. Diese Zeitschrift. Bd. LXI.
15. Schaudinn, 1903. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arbeiten des Kaiserl. Gesundheitsamtes. Bd. XIX.
16. Scheel, 1899. Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschrift zum 70. Geburtstag von Karl v. Kupffer.
17. Schewiakoff, 1888. Über die karyokinetische Kernteilung von Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb. Bd. XIII.
18. Schneider, 1854. Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Müllers Archiv. Bd. XXI.
19. F. E. Schulze, 1874 u. 75. Rhizopodenstudien. Archiv für mikr. Anat. Bd. X u. XI.
20. Taránec, 1882. Monographie der Nebeliden Böhmens. Abhandl. der Kgl. Böhm. Ges. d. Wiss. 6. Folge. Bd. XI.
21. Verworn, 1888. Biologische Protistenstudien. Diese Zeitschr. Bd. XLVI.

Erklärung der Abbildungen.

Die Fig. 1—22 beziehen sich auf die Encystierung. Sie stammen bis auf Fig. 22 aus einer Kultur sechskerniger Arcellen. Fig. 1—9, 11—13 und 22 sind nach Totalpräparaten mit Boraxkarminfärbung, die Fig. 10 und 14—21 nach Schnitten mit Heidenhainscher Färbung gezeichnet.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Quadrant aus einer normalen sechskernigen Arcelle. *a*, Ansicht von der konvexen Seite aus optischen Schnitten kombiniert. *c*, Bild der Unterseite, *b*, etwas höher gelegener optischer Schnitt. 500/1. *d*, einzelner Kern mit Chromidialnetz, stärker vergrößert.

Fig. 2. Erstes Vorbereitungsstadium zur Encystierung. Darstellungsart wie Fig. 1*a*. 500/1.

Fig. 3 u. 4. Etwas ältere Stadien, ebenso. 500/1.

Fig. 5. Noch weiter vorgeschrittenes Objekt. 500/1. *a*, Darstellungsart wie die vorigen, *b*, optischer Schnitt durch den Weichkörper.

Fig. 6. Arcelle mit Kernverlagerung und Vacuolenbildung. 500/1.

Fig. 7. Weiter vorgeschrittenes Objekt. 500/1.

Fig. 8. Arcelle mit fast gleichmäßig verteilten Chromidien und nur noch zwei Kernen. 500/1.

Fig. 9. Arcelle mit erst wenigen nucleolenartigen Körperchen. *a*, Totalansicht, 500/1, *b*, ein einzelnes Körperchen, 1000/1.

Fig. 10. Schnitt durch eine Arcelle gleichen Stadiums. 500/1. *b—f*, einzelne Körperchen stärker vergrößert (zum Teil nach Boraxkarminpräparaten).

Fig. 11. Arcelle mit zahlreichen nucleolenähnlichen Körperchen und zwei Kernen. 500/1.

Fig. 12. Arcelle kurz vor Bildung der Cystenhülle, abgerundet, mit zwei Kernen. 500/1.

Fig. 13. Junge Cyste. *a*, größter optischer Schnitt (die Kerne sind aus mehreren optischen Schnitten kombiniert), volle Beleuchtung. *b*, Teil vom Rande desselben Objektes, ungenaue Einstellung der Körperchen, starke Abblendung. 500/1.

Fig. 14. Schnitt durch eine Arcelle vor der Encystierung mit nur einem Kern. 1330/1.

Fig. 15. Schnitt durch eine junge zweikernige Cyste, wenig älter als Fig. 13. 500/1.

Fig. 16. Wenig ältere Cyste, Kernzerfall. 500/1.

Fig. 17. Arcelle in der von den Kernen nur noch geringe Reste vorhanden sind. 500/1.

Fig. 18. Arcelle ohne Kernreste stark mit Eisenalaum ausgezogen.

Fig. 19. Arcelle mit bereits zerfallenden nucleolenähnlichen Körperchen weniger stark entfärbt. 500/1.

Fig. 20. Die Zerfallsprodukte der nucleolenähnlichen Körper nehmen die Cystenmitte ein. 500/1.

Fig. 21. Cyste mit kleinen gleichmäßig verteilten Körperchen. 500/1.

Fig. 22. Ausschlüpfende Cyste nach einem Präparat Herrn E. SCHUSTERS. 500/1.

Die folgenden Fig. 23—43 beziehen sich auf Degenerationserscheinungen. Die Figuren sind nach Totalpräparaten mit Boraxkarminfärbung angefertigt.

Die Objekte der Fig. 23—35 stammen aus derselben Kultur wie die vorigen.

Fig. 23*a*. Arcelle, deren besonders lebhaft gefärbtes Chromidialnetz anfängt blasige Struktur zu zeigen, 500/1, *b*, deren Kern, 1320/1.

Fig. 24. Ähnliches Objekt mit starken chromatischen Strängen im Plasma. 760/1.

Fig. 25. Arcelle mit grobblasigem Chromidialring, der zu zerfallen beginnt, 760/1, *b*, einer ihrer normalen Kerne, 1320/1.

Fig. 26. Weichkörper, der nur teilweise die Schale erfüllte, mit Ballen aus Chromidialsubstanz, 500/1, *b*, einer seiner veränderten Kerne, 1320/1.

Fig. 27 u. 28. *a*, kleine Restkörper mit grobblasigen Chromidialballen. Fig. 27*a*, 500/1, Fig. 28*a*, 1000/1, Fig. 27*b* deren veränderte Kerne im Durchschnitt, und von der Oberfläche, 1320/1, Fig. 28*b* die Kerne von Fig. 28 von oben, 1000/1.

Fig. 29. Arcelle mit geballtem Chromatin und kleinen ebenso gebauten Kugeln. 500/1.

Fig. 30, 31. Arcellen mit brockigem in Wülsten angeordneten Chromidialnetz. 500/1.

Fig. 32. Arcelle, in der das stark brockige extranucleäre Chromatin dichte Ballen bildet, 500/1, *b*, die stark anomalen Kerne, 1320/1.

Fig. 33 u. 34. Übergänge zum Verhalten der Chromidien wie in Fig. 26 ff. 780/1.

Fig. 35*a*. Rest des Weichkörpers mit grobkörnigen Chromidialklumpen in einer Schale, 500/1, *b*, Teil des Weichkörpers vor derselben mit Parasiten? 500/1.

Tafel XXIX.

Die Fig. 36—43 sind nach Präparaten Herrn E. Schusters angefertigt.

Fig. 36. Vielkernige Arcelle im ersten Beginn der Degeneration. 500/1.

Fig. 37. Arcelle mit zerfallenem und gelockertem Chromidialnetz und zerfallendem Weichkörper. 500/1.

Fig. 38. Drei Kerne eines ähnlichen Objektes mit nächster Umgebung, *a*, normal, *b* und *c*, anomal. 1320/1.

Fig. 39. *Arcella*, bei der die Chromidien fast den ganzen Weichkörper erfüllen. Kernuntergang. 500/1. *b*, dunkel gefärbter Körper aus demselben Objekt. 1320/1.

Fig. 40. Arcelle mit geringen Weichkörperresten. Kerne zum Teil frei in der Schale. 500/1.

Fig. 41 *a*—*c* und Fig. 42 *a* und *b*. Kerne vor und während des Unterganges von zwei verschiedenen Objekten. 1320/1.

Fig. 43. Kernlose Reste in einer Arcellenschale. 500/1.

Die Fig. 44—61 beziehen sich auf die Bildung der Sekundärkerne (runden Körperchen). Sie sind nach Totalpräparaten mit Boraxkarminfärbung gezeichnet. Die Objekte stammen aus zwei andern Kulturen als die bisherigen.

Fig. 44. Zweikernige normale Arcelle. 500/1.

Fig. 45. Zweikernige Arcelle mit zahlreichen runden Körperchen. 500/1.

Die Fig. 46—61 stammen von vielkernigen Arcellen.

Fig. 46. Normale vielkernige Arcelle mit schmalem Chromidialring. 500/1.

Fig. 47. Normale Arcelle mit breitem Chromidialring. 500/1.

Fig. 48. Arcelle mit schmalem noch geschlossenem Chromidialring und wenigen runden Körperchen. 500/1.

Fig. 49. Arcelle mit stark anomalen Nucleolen. 500/1.

Fig. 50. Arcelle mit geringen Resten des Chromidialringes und vielen peripher gestellten kleinen runden Körperchen. 500/1.

Fig. 51. Arcelle mit breitem, an einigen Stellen unterbrochenem Chromidialring und großen peripher gestellten runden Körperchen. 500/1.

Fig. 52. Arcelle mit geringen Chromidialresten und durchs Plasma verteilten kleinen runden Körperchen. 400/1.

Fig. 53. Arcelle mit großen Chromidialresten und zahlreichen verteilten großen runden Körperchen. 500/1.

Tafel XXX.

Fig. 54. Arcelle mit großen verteilten runden Körperchen, die zum Teil Membranen besitzen. 500/1. *b*, einzelne dieser Körperchen mit ihren Membranen.

Fig. 55. Arcelle mit großen und kleinen diffus verteilten roten Körperchen, von denen einige Membranen besitzen, andre ein rosettenähnliches Aussehen zeigen. 780/1.

Fig. 56 *a*—*c* und Fig. 57 *a* und *b*. Runde Körperchen aus zwei andern Objekten. 1320/1.

Fig. 58. Arcelle mit zahlreichen runden Körperchen. Von dem in der Schale befindlichen Weichkörper *a* ist ein Teil vor die Schale getreten, *b*. 500/1.

Fig. 59. Arcelle mit zahlreichen runden Körperchen in Teilung. 500/1. *b*, die Teilungsfiguren der Kerne, soweit dieselben aufgefunden wurden. 1320/1.

Fig. 60—69 beziehen sich auf Einzelheiten. Sie sind nach mit Boraxkarmin gefärbten Präparaten aus verschiedenen Kulturen angefertigt.

Fig. 60. Einkernige Arcellen. *a* 1320/1, *b* und *c* 500/1.

Fig. 61 u. 62. Arcellen mit sternförmig von der Schale zurückgezogenem Weichkörper. 500/1.

Fig. 63. Arcelle in Reduktionsteilung (tiefer gelegenes Objekt schematisch). 500/1.

Fig. 64. Arcelle mit eben erst verletzter Schale. 500/1.

Fig. 65. Arcelle, wenige Stunden nach experimentell erzeugter Schalenverletzung. 500/1.

Fig. 66 u. 67. Arcellen mit normalem Chromidialnetz bei Schalenverletzung. 500/1.

Fig. 68 u. 69. Arcellen mit runden Körperchen bei Schalenverletzung. 500/1.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

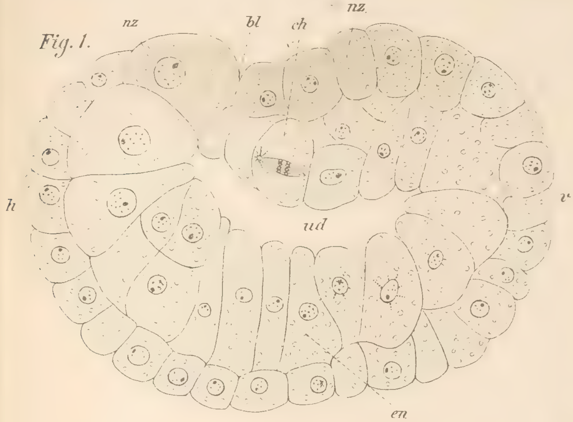

nz
bl
ch
nz
h
v
ud
en

Fig. 2.

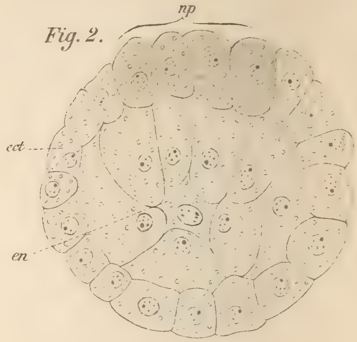


Fig. 5.

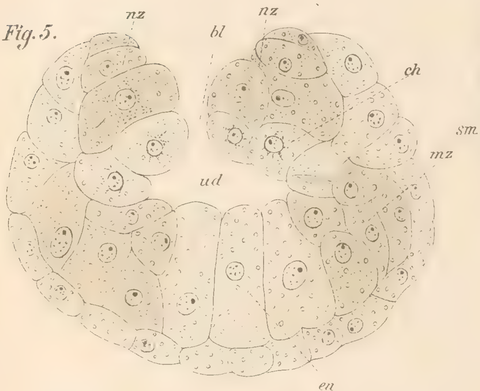
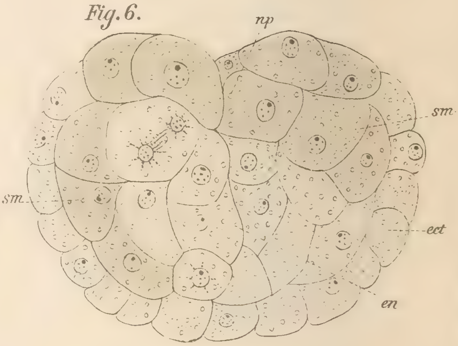

nz
bl
nz
ch
mz
ud
en

Fig. 6.


np
sm
sm
ect
en

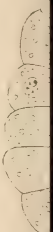


Fig. 8.

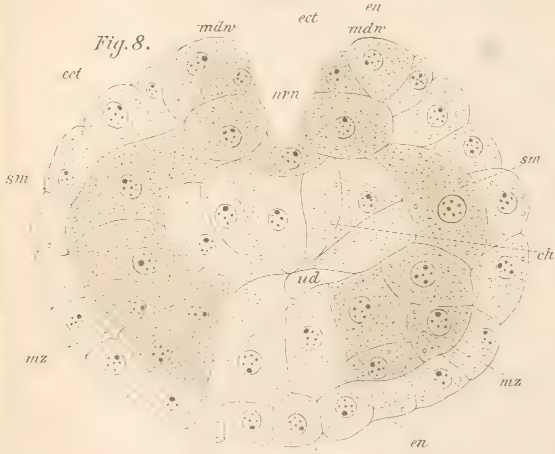

ect
mdr
mdr
cct
nrn
sm
sm
ch
ud
mz
mz
en

Fig. 9.

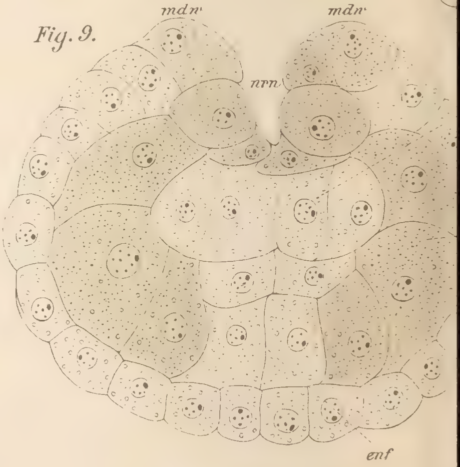

mdr
mdr
nrn
enf

Fig. 10.

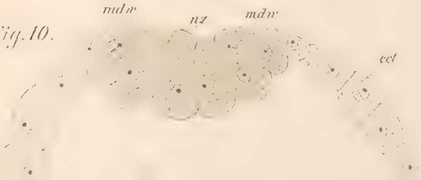
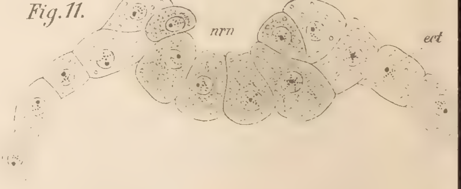

mdr
nz
mdr
cct

Fig. 11.


mdr
mdr
nrn
ect

Will

Fig. 3.

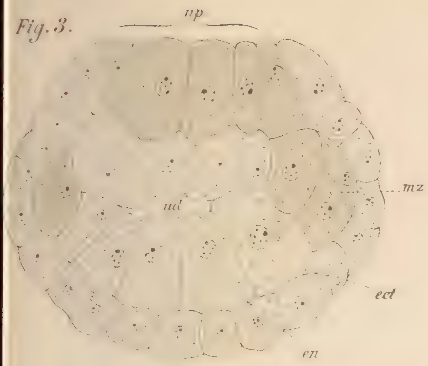

np
ud
mz
ect
en

Fig. 4.

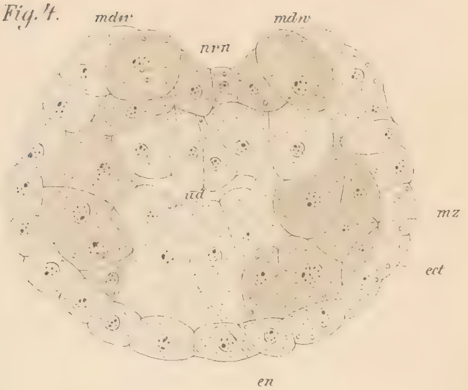

mdw
mdw
nrn
ud
mz
ect
en

Fig. 7.

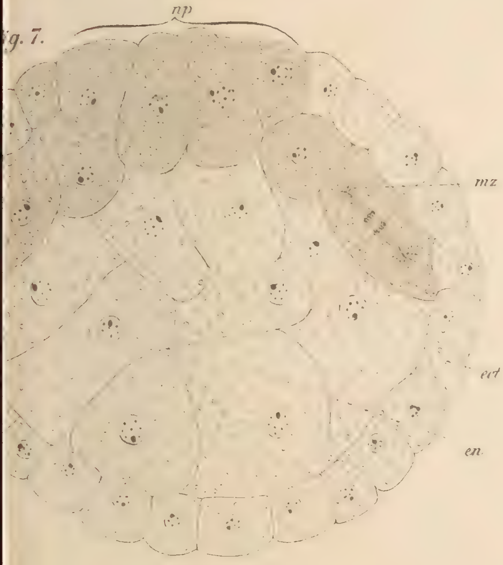


Fig. 7a.

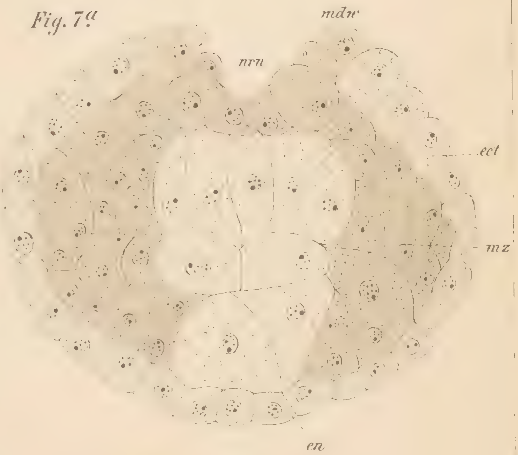

mdw
nrn
ect
mz
en

Fig. 14.

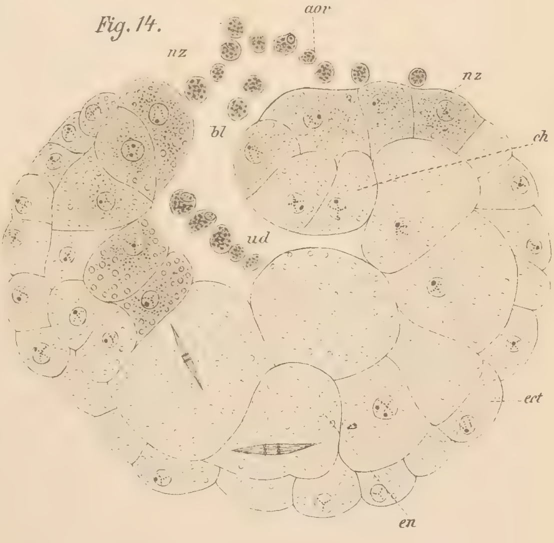

aor
nz
nz
bl
ch
ud
ect
en

Fig. 12.

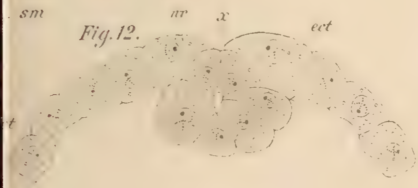
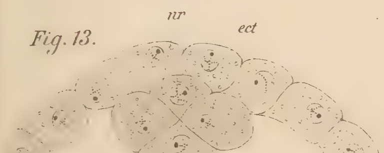


Fig. 13.



ius Klinkhardt, Leipzig.

elmann

Fig. 1.

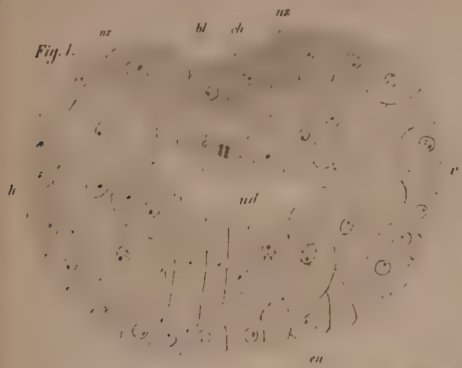

nz
bl
ch
nz
r
h
ud
en

Fig. 2.

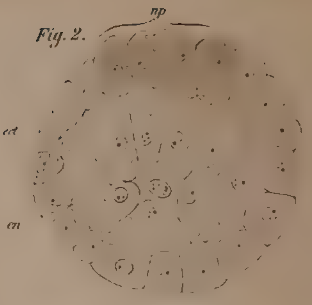


Fig. 3.

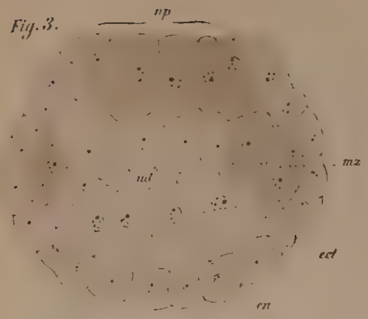

np
mz
ud
ect
en

Fig. 4.

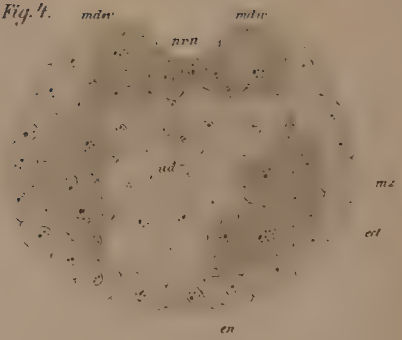

mdw
mdw
nrn
ud
mz
ect
en

Fig. 5.

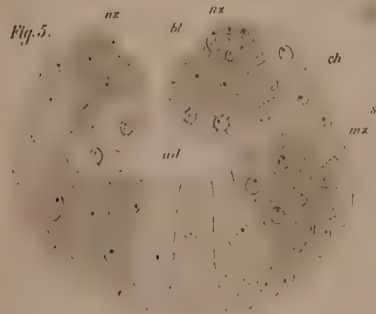

nz
bl
nz
ch
sm
mz
ud

Fig. 6.

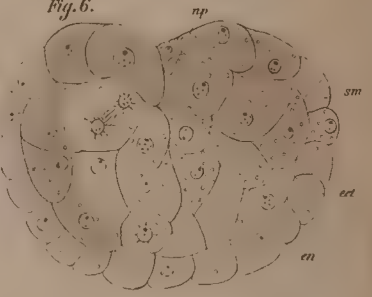

np
sm
sm
ect
en

Fig. 7.

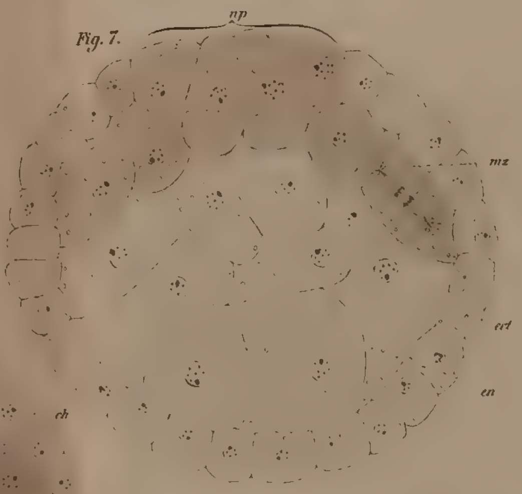


Fig. 7a.

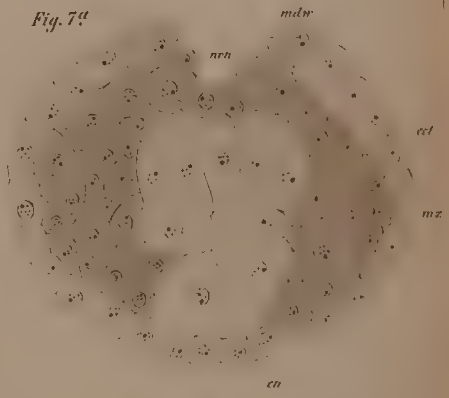

mdw
nrn
ect
mz
en

Fig. 8.

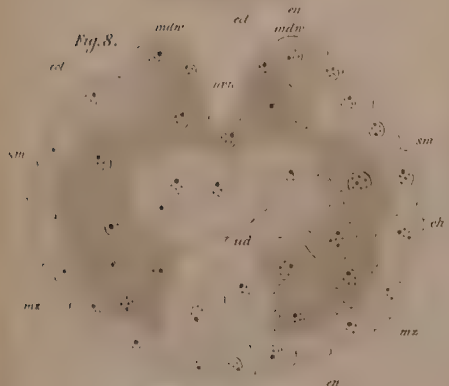

mdw
ect
en
mdw
ect
nrn
sm
sm
ch
ud
mz
mz
en

Fig. 9.

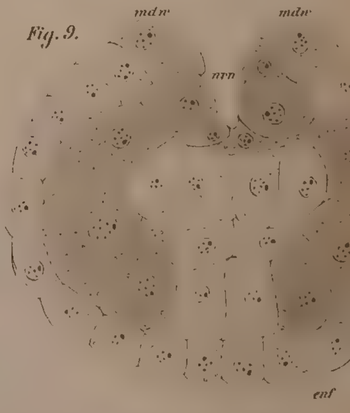

mdw
mdw
nrn
ch
sm
ect
ent

Fig. 10.

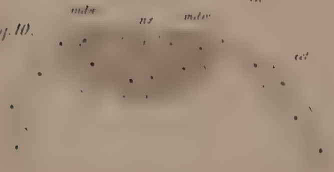

mdw
nz
mdw
ect

Fig. 11.

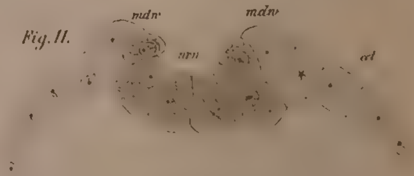

mdw
mdw
nrn
ect

Fig. 12.

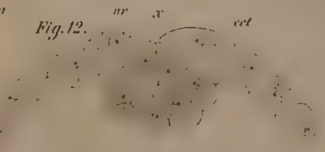


Fig. 13.

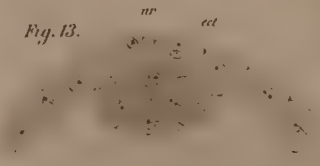
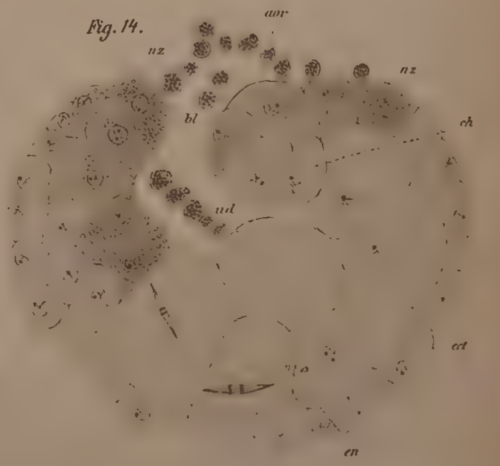


Fig. 14.


aw
nz
nz
ch
bl
ud
ect
en

Heymons gez.

Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 15.

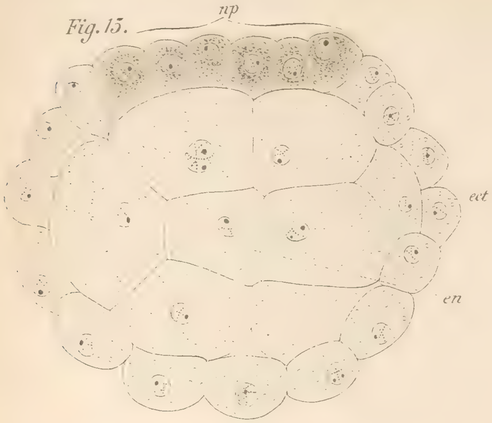


Fig. 16.

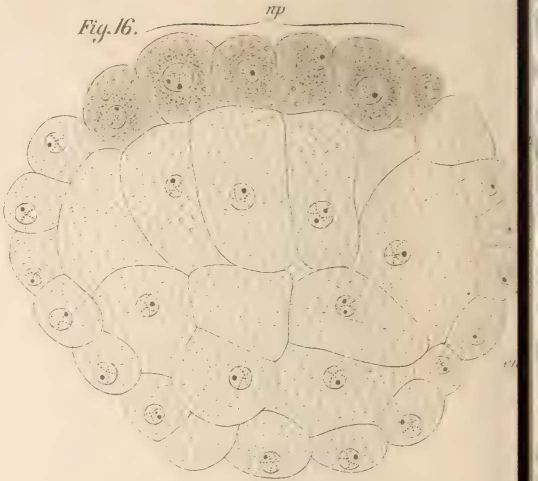


Fig. 18.

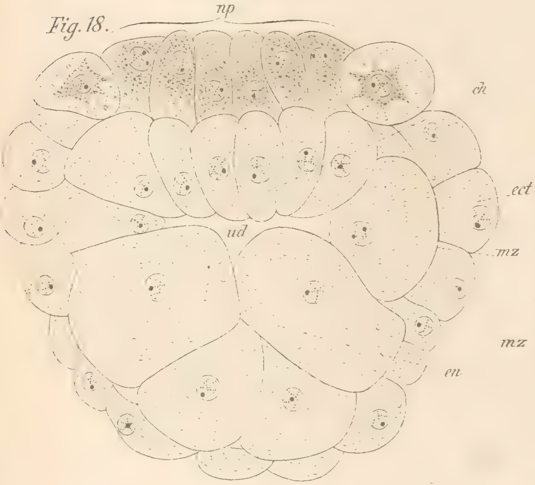

np
ch
ect
mz
ud
en

Fig. 19.

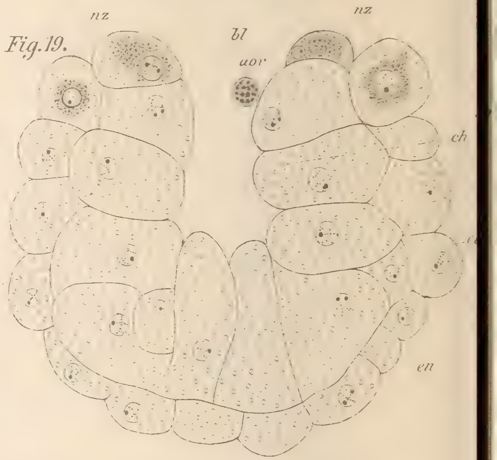

nz
bl
nz
aor
ch
mz
en

Fig. 23.

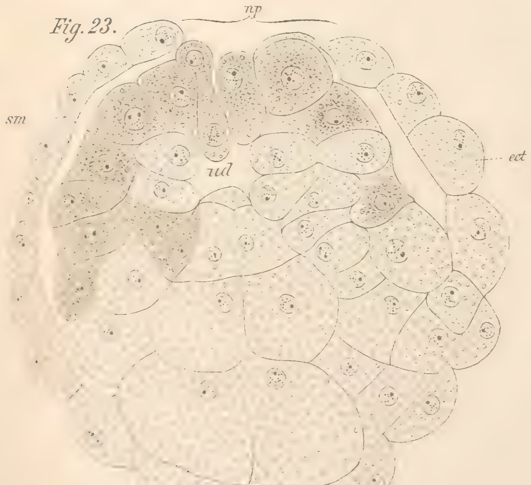
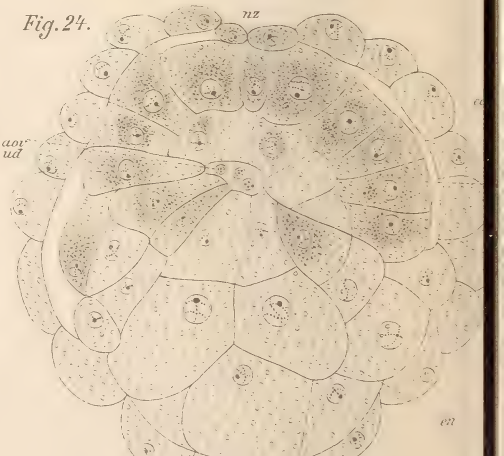

np
sm
ect
ud
en

Fig. 24.



v. Wilhe

Fig. 17.

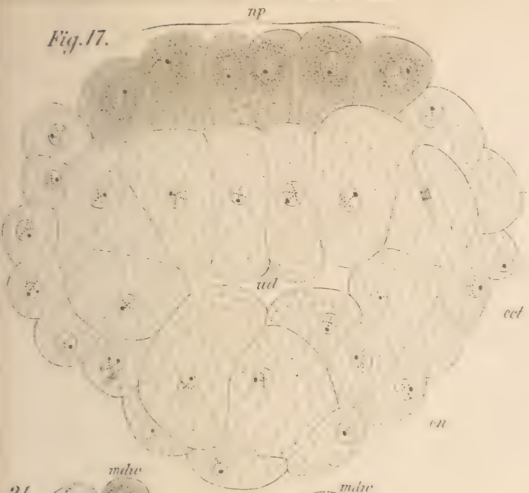
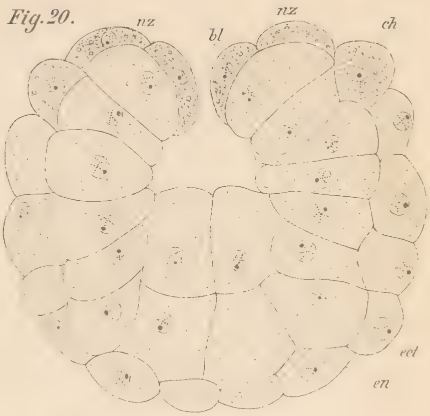

np
mz
ud
mz
ect
en

Fig. 20.


nz
bl
nz
ch
ect
en

.21.

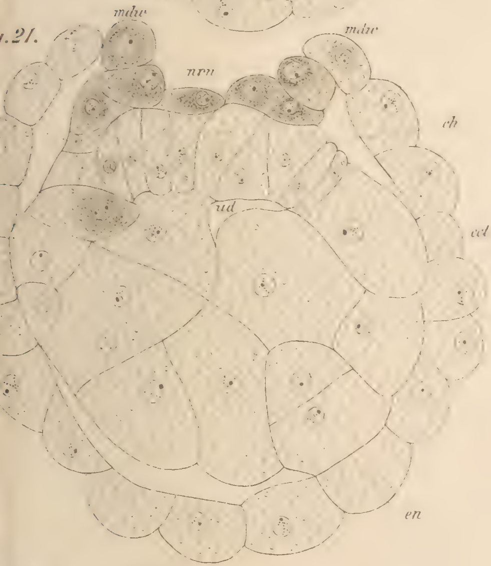

mdw
mdw
nrn
ch
ud
ect
en

Fig. 22.

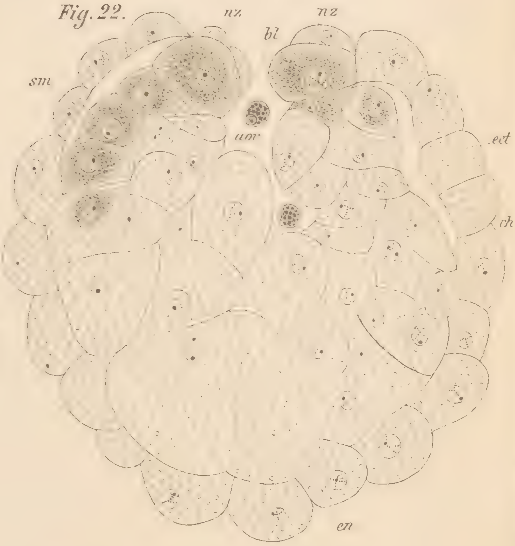

nz
bl
nz
sm
aor
ect
ch
en

Fig. 25.

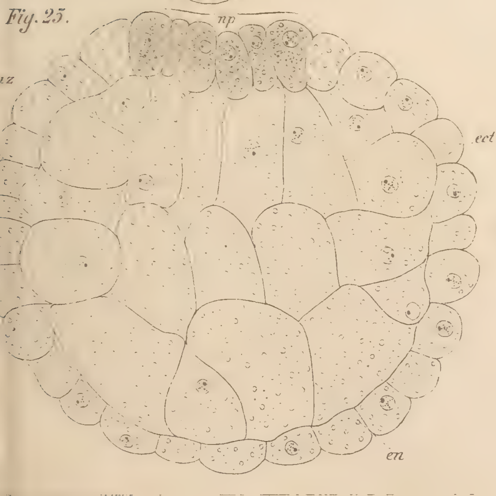
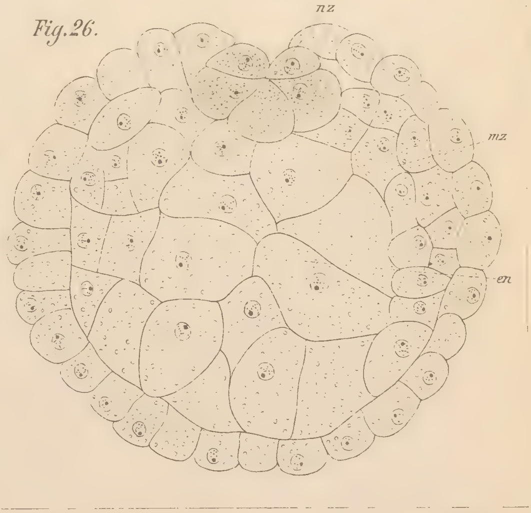


Fig. 26.



Lith. Anst. Julius Klinkha[illegible]zig.

mann

Fig. 15.

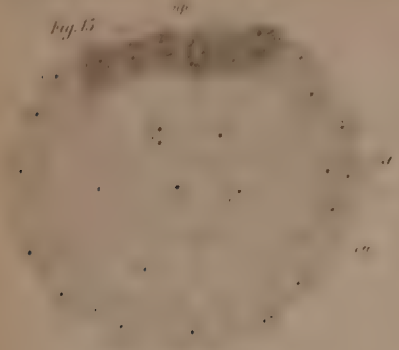


Fig. 16.

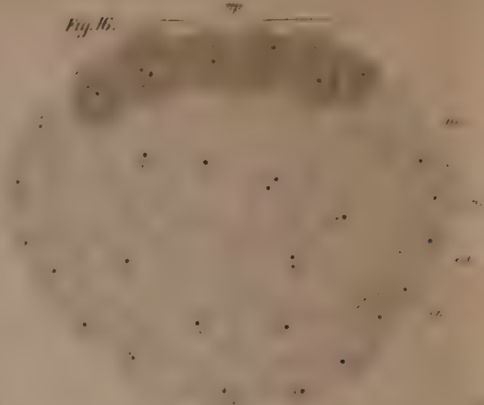


Fig. 17.

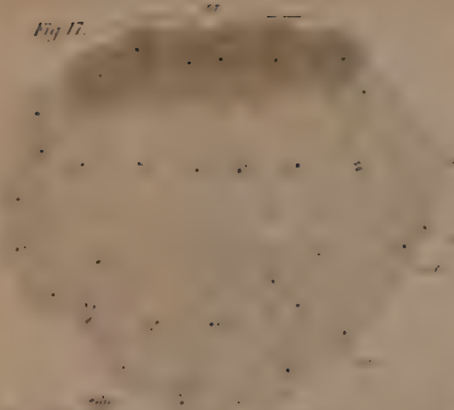


Fig. 20.

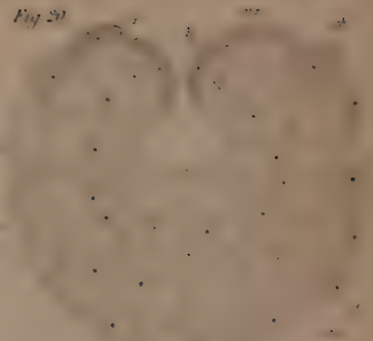


Fig. 18.

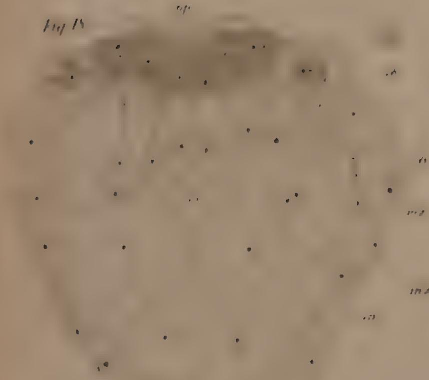


Fig. 19.

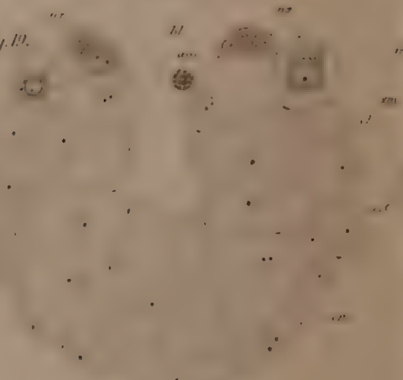


Fig. 21.

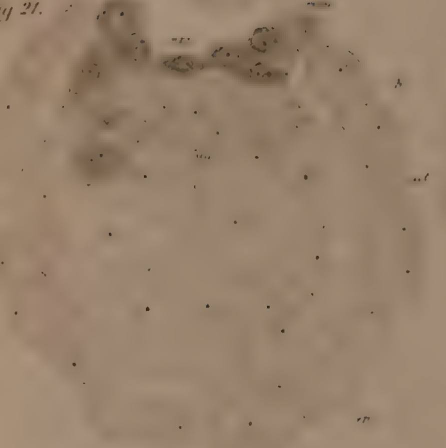


Fig. 22.

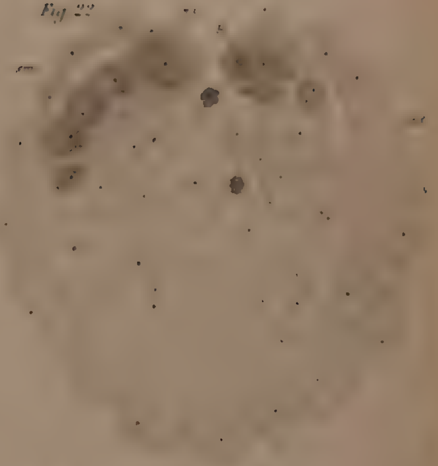


Fig. 23.

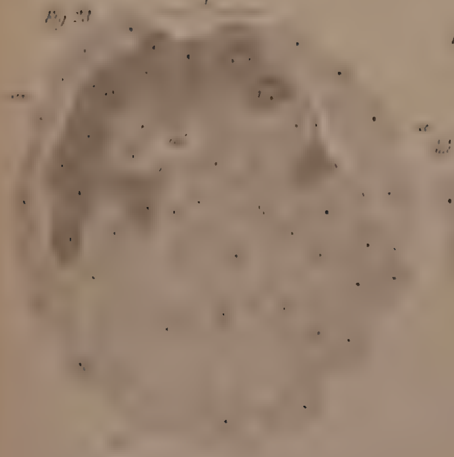


Fig. 24.

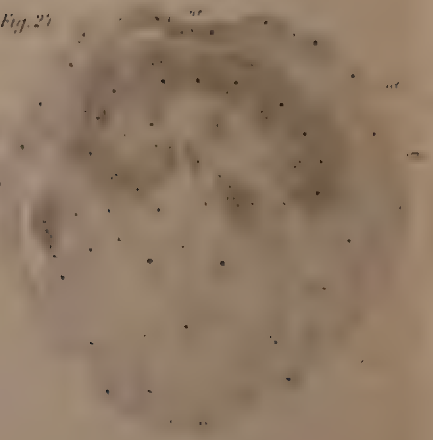


Fig. 25.

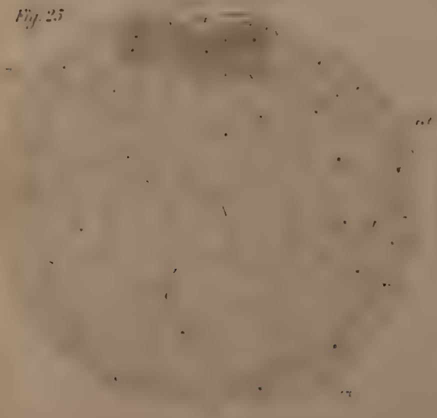


Fig. 26.

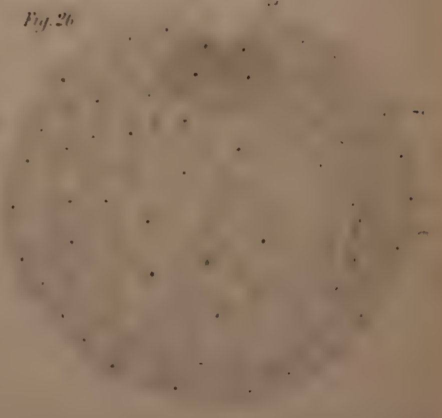


Fig. 27.

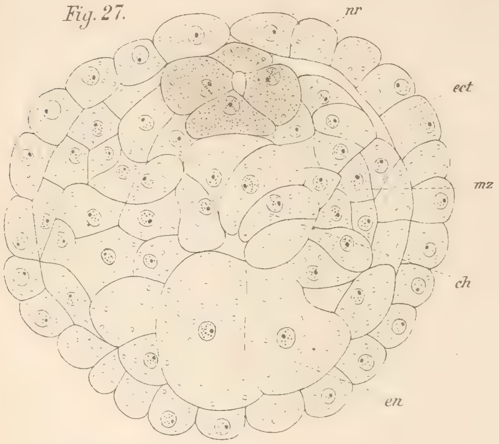

nr
ect
mz
ch
en

Fig. 28.

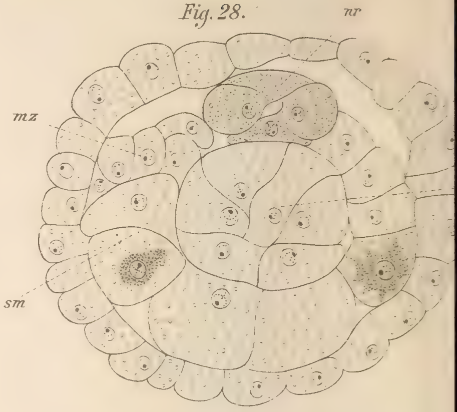


Fig. 33.

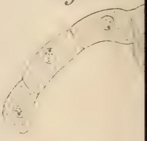


Fig. 31.

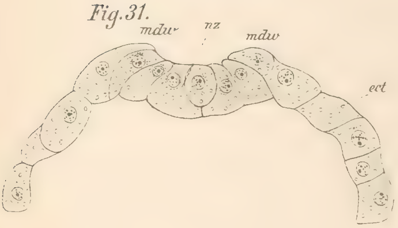

mdw
nz
mdw
ect

Fig. 32.

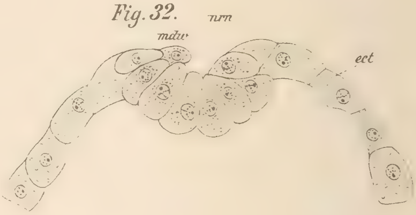


Fig. 36.

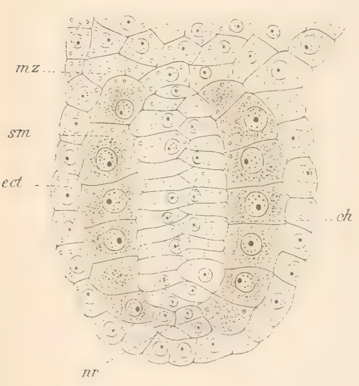

mz
sm
ect
ch
nr

Fig. 37.

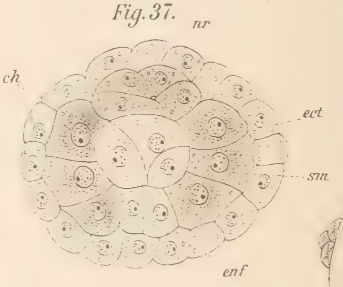

nr
ch
ect
sm
enf

Fig. 43.

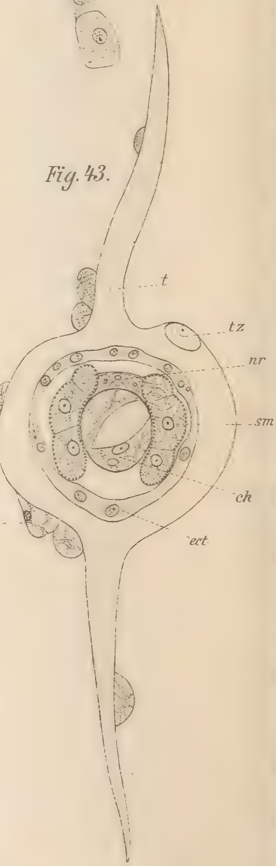

t
tz
nr
sm
ch
aov
ect

Fig. 41.

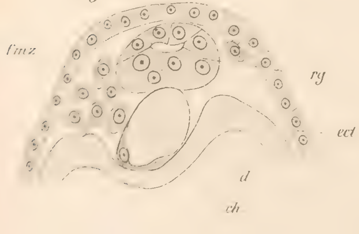

fmz
rg
ect
d
ch

Fig. 42.

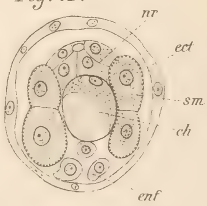

nr
ect
sm
ch
enf

Fig. 29.

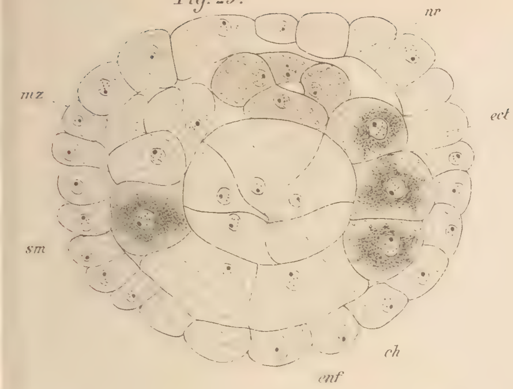
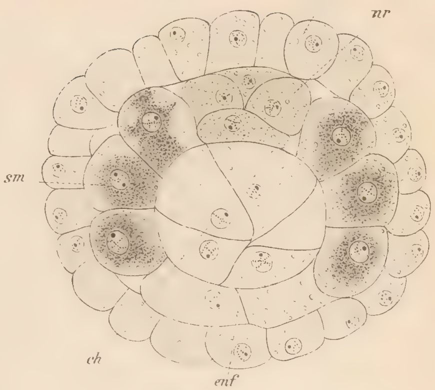

nr
mz
ect
sm
ch
enf

Fig. 30.


ect
nr
sm
ch
enf

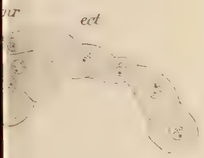


Fig. 34.

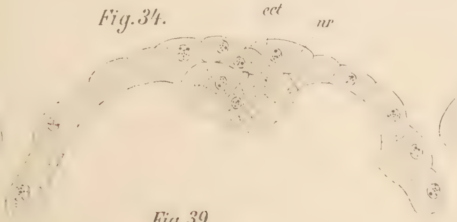


Fig. 35.

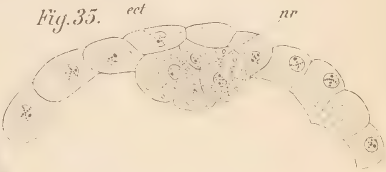


Fig. 38.

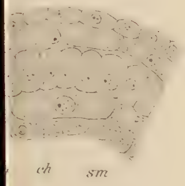


Fig. 39.

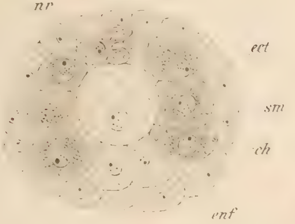

nr
ect
sm
ch
enf

Fig. 40.

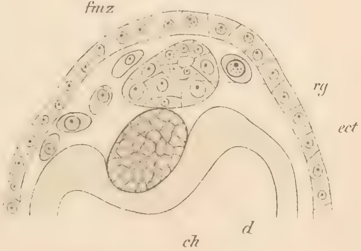

fmz
rg
ect
ch
d

Fig. 46.

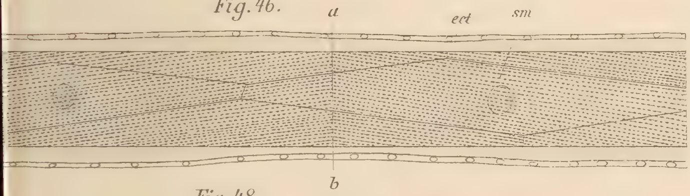


Fig. 47.

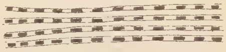


Fig. 48.

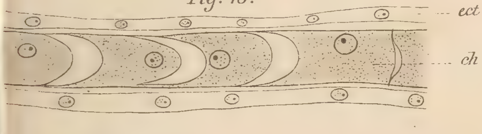
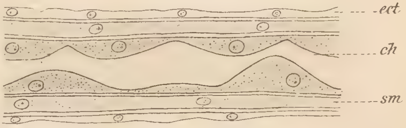


Fig. 49.



44.

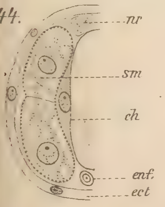

nr
sm
ch
enf.
ect

Fig. 45.

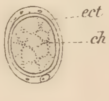
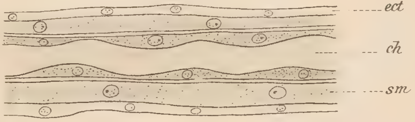


Fig. 50.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

lmann, Leipzig.

Fig. 27.

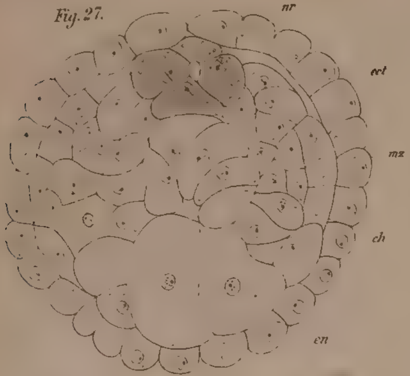

nr
ect
mz
ch
en

Fig. 28.

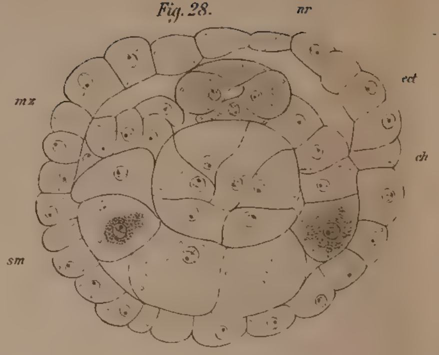

nr
mz
ect
ch
sm

Fig. 29.

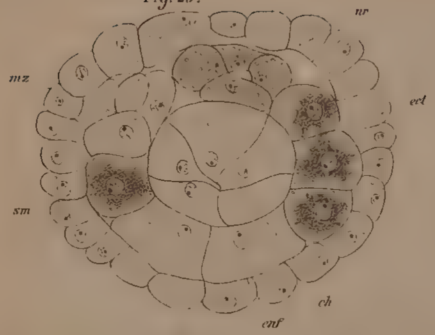

nr
mz
ect
sm
ch
enf

Fig. 30.

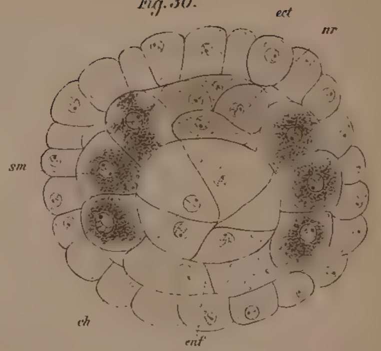

ect
nr
sm
ch
enf

Fig. 31.

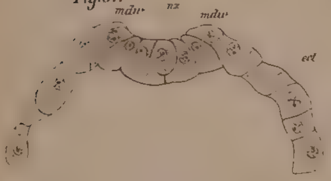

mdw
nz
mdw
ect

Fig. 32.

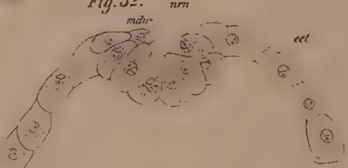


Fig. 33.

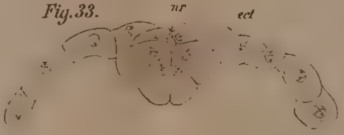


Fig. 34.

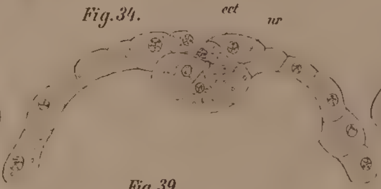


Fig. 35.

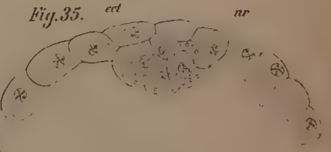


Fig. 36.

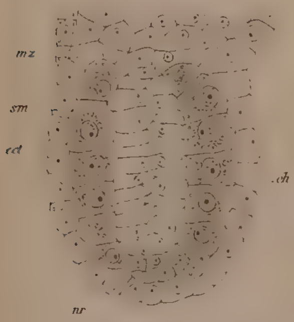

mz
sm
ect
ch
nr

Fig. 37.

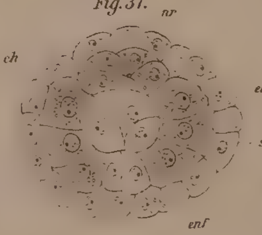

nr
ch
ect
sm
enf

Fig. 43.

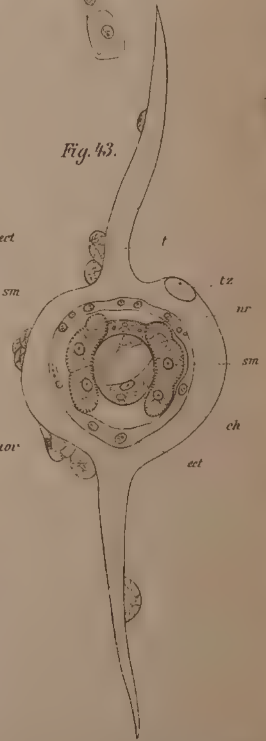

t
tz
nr
sm
ch
ect
aov

Fig. 38.

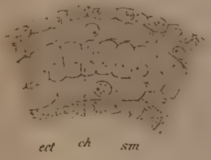


Fig. 39.

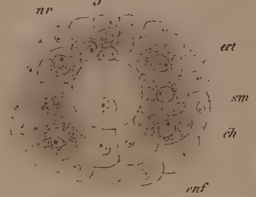

nr
ect
sm
ch
enf

Fig. 40.

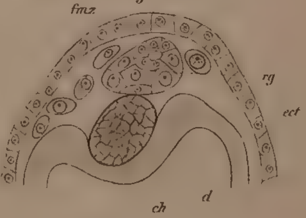

fmz
rg
ect
ch
d

Fig. 46.

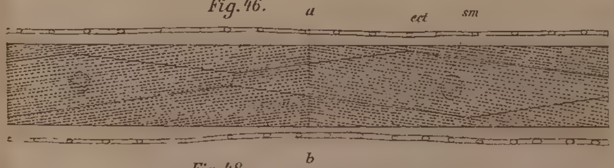


Fig. 47.

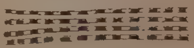


Fig. 41.

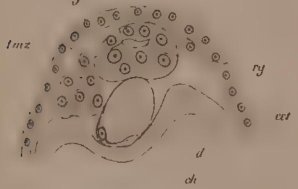

fmz
rg
ect
d
ch

Fig. 42.

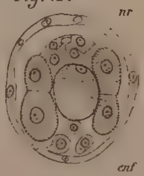

nr
ect
sm
ch
enf

Fig. 48.

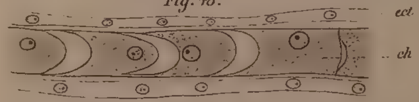


Fig. 49.

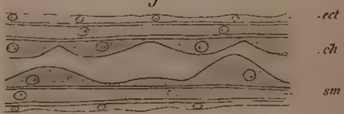


Fig. 44.

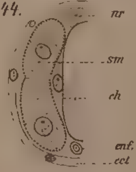

nr
sm
ch
enf.
ect

Fig. 45.

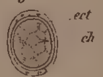
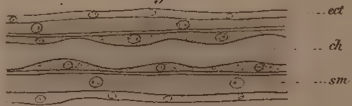


Fig. 50.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 51.

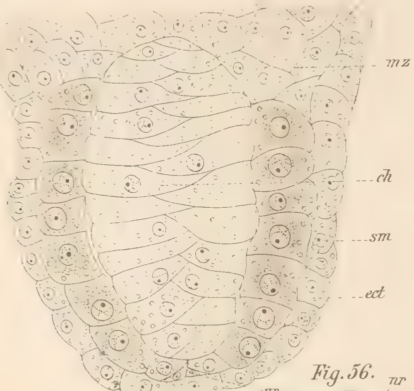

mz
ch
sm
ect
nr

Fig. 52.

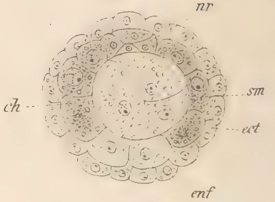

nr
ch
sm
ect
enf

Fig. 53.

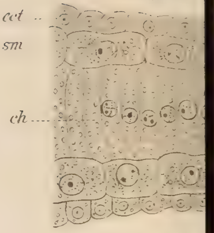


Fig. 56.

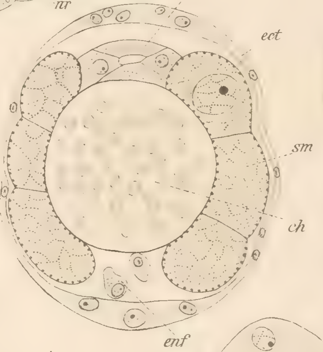

nr
ect
sm
ch
enf

Fig. 57.

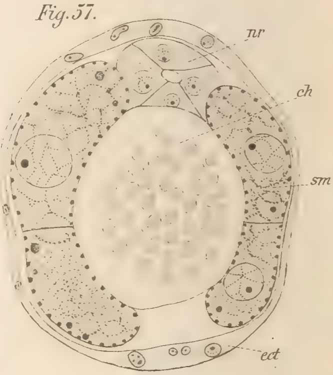
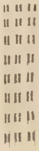


Fig. 58.



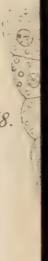


Fig. 68.

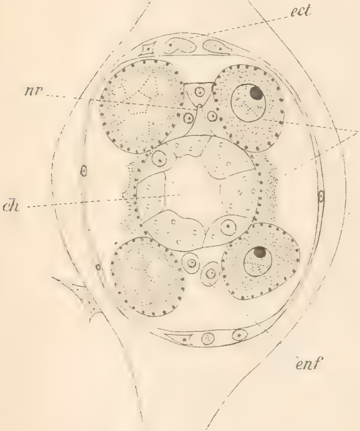

tz
aov
t
ect
nr
sm
ch
enf

Fig. 63.

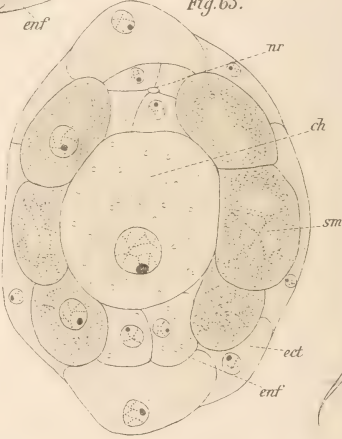

nr
ch
sm
ect
enf

Fig. 64.

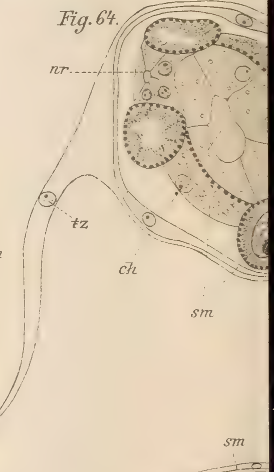
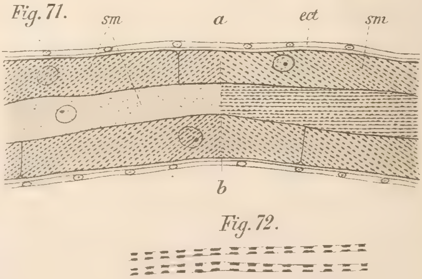


Fig. 71.



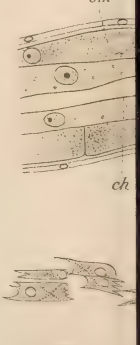


Fig. 69.

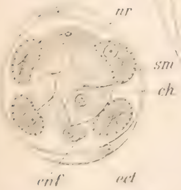

nr
sm
ch
enf
ect

Fig. 70.

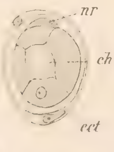
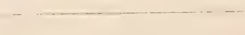


Fig. 72.



Verlag von Wilhe

Fig. 54.

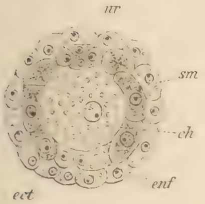

nr
sm
ch
enf
ect

Fig. 55.

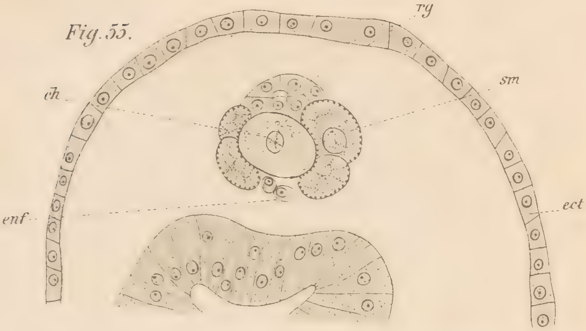

rg
ch
sm
enf
ect

Fig. 59.

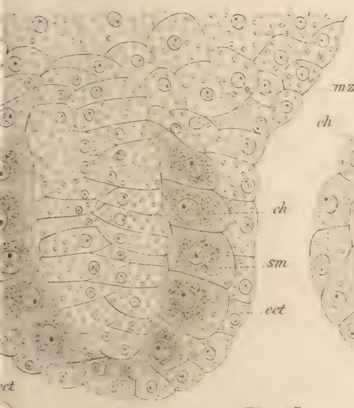

mz
ch
ch
sm
ect
ect

Fig. 60.

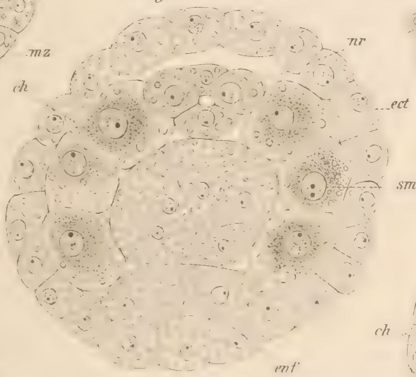

nr
t
ect
sm
enf

Fig. 61.

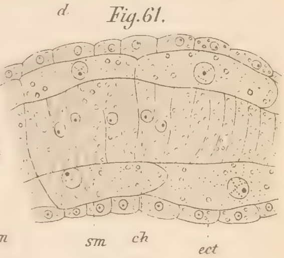
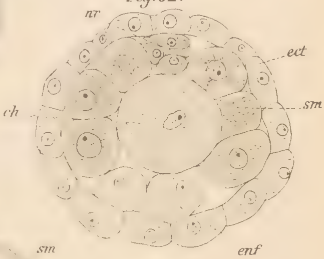


Fig. 62.


nr
ect
ch
sm
enf

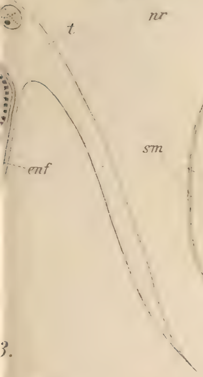


Fig. 65.

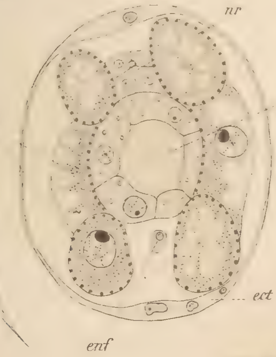

nr
ch
ch
ect
enf

Fig. 66.

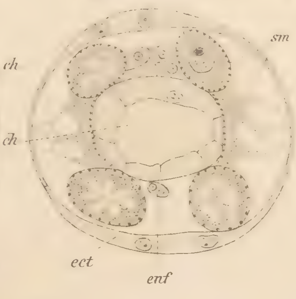
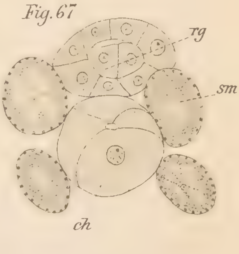
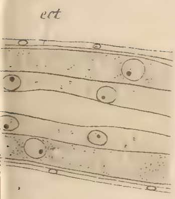

nr
sm
ch
ect
enf

Fig. 67.



3.



74.

Fig. 75.

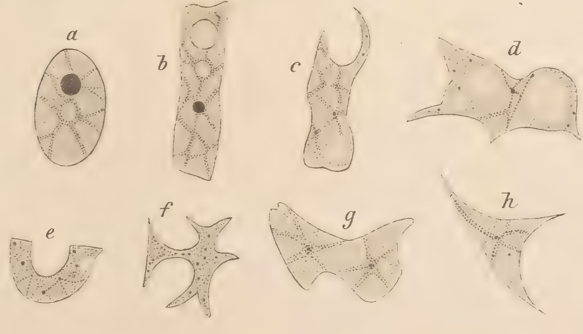
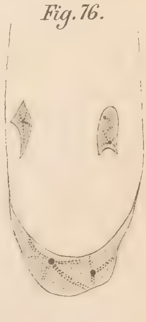


Fig. 76.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

lmann in Leipzig.

Fig. 51.

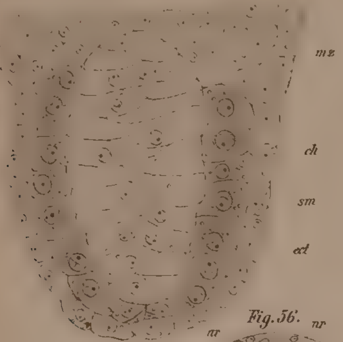


Fig. 52.

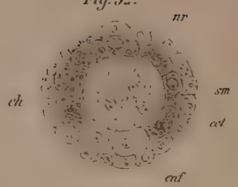

nr
ch
sm
ect
ent

Fig. 53.

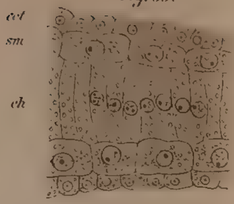


Fig. 54.

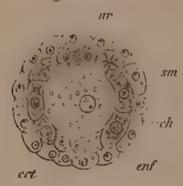

nr
sm
ch
ect
ent

Fig. 55.

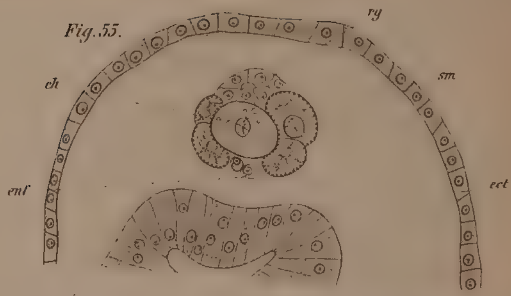

rg
ch
sm
ent
ect

Fig. 56.

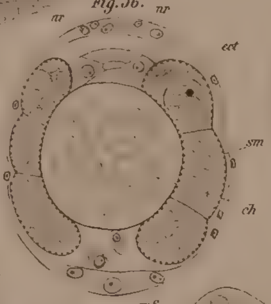

nr
nr
ect
sm
ch
ent

Fig. 57.

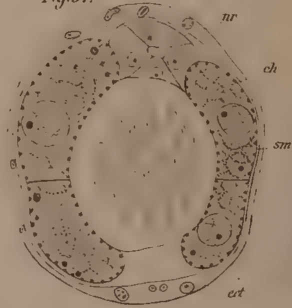


Fig. 58.

Fig. 59.

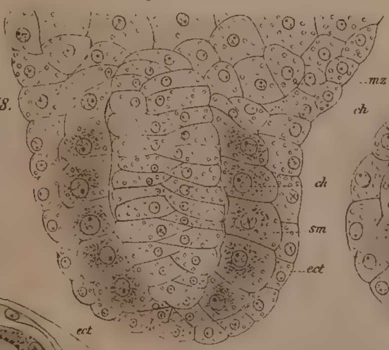

mz
ch
ch
sm
ect
nr

Fig. 60.

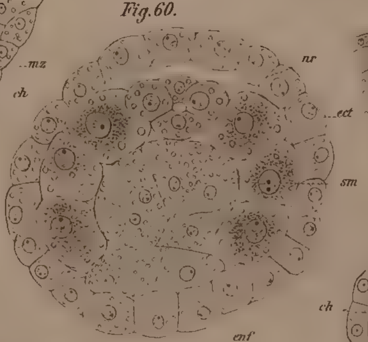

nr
ect
sm
ent

Fig. 61.

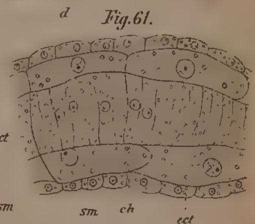


Fig. 62.

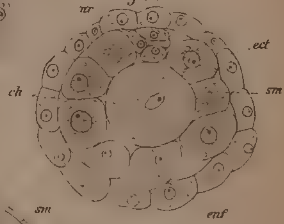

nr
ect
sm
ch
ent

Fig. 68.

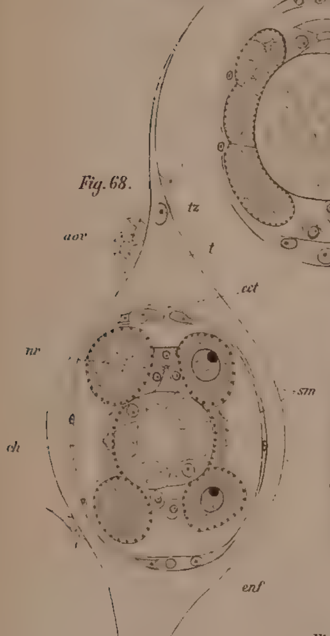

aor
tz
t
ect
nr
sm
ch
ent

Fig. 63.

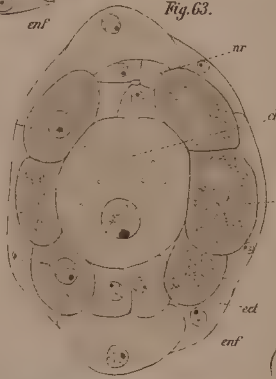

nr
ch
sm
ect
ent

Fig. 64.

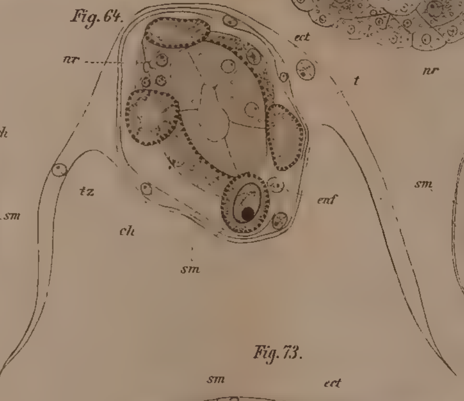

nr
ect
t
tz
ch
sm
ent
sm
ent

Fig. 65.

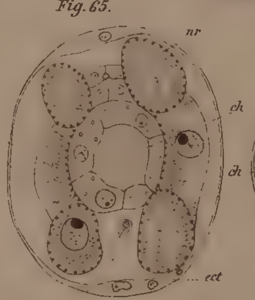


Fig. 66.

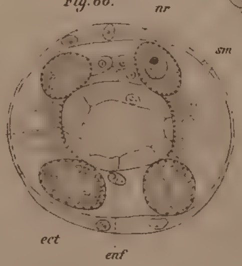

nr
sm
ect
ent

Fig. 67

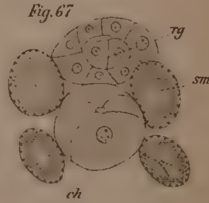


Fig. 69.

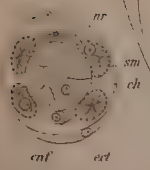

nr
sm
ch
ent
ect

Fig. 70.

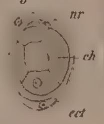


Fig. 71.

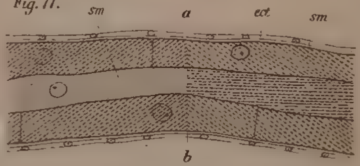


Fig. 72.

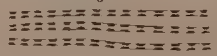


Fig. 73.

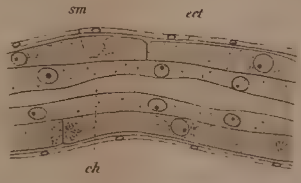


Fig. 74.

Fig. 75.

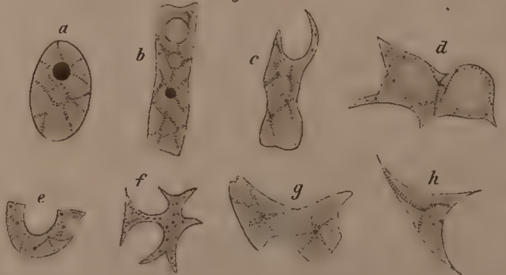
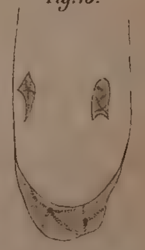


Fig. 76.



Heinemann gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith Anst Julius Klinkhardt Leipzig

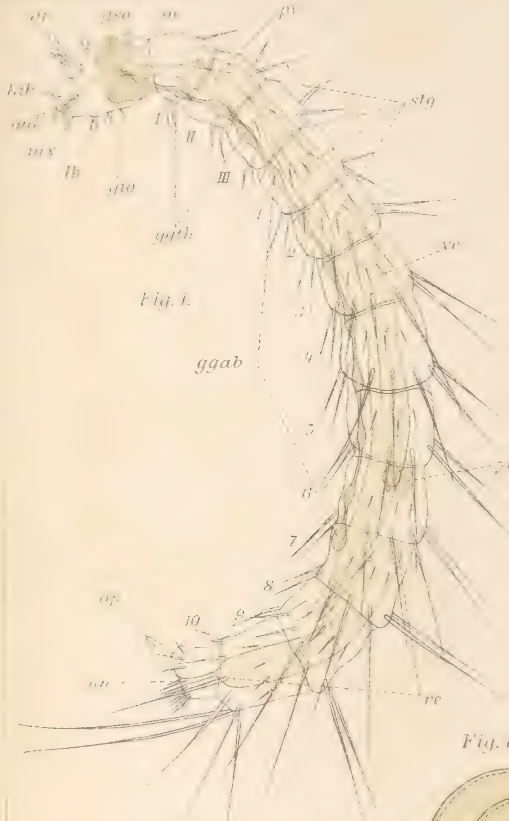


Fig. 1.
oc
gso
at
pr
Lsp
md
mx
lb
gio
I
II
III
gith
stg
ve
ggab
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
me
op
an
re

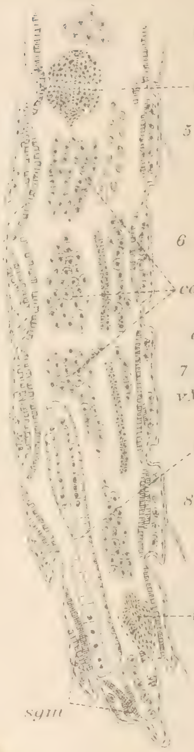


Fig. 2.
4
5
6
7
8
9
10
te
cad
vM
re
δec
sgm

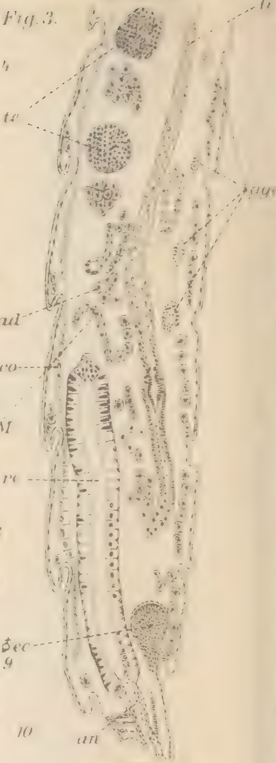


Fig. 3.
te
agd
cad
co
re
δec
an

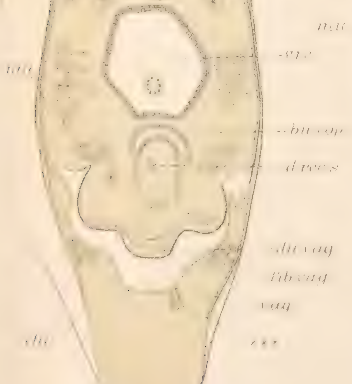


Fig. 9.
cad
nc
vrc
mu
bu op
d rec s
du vag
fib vag
vag
du

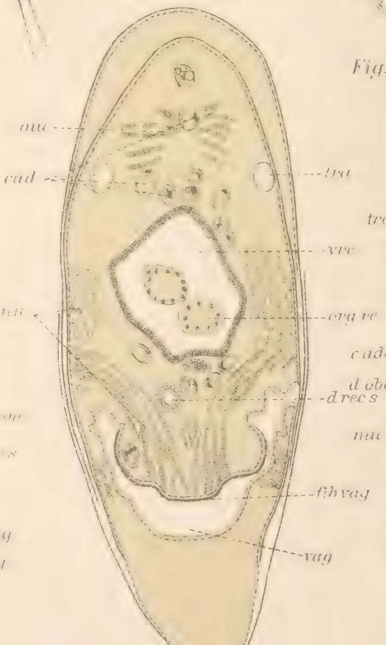


Fig. 10.
mu
cad
tra
vrc
nu
erg re
d rec s
fib vag
vag

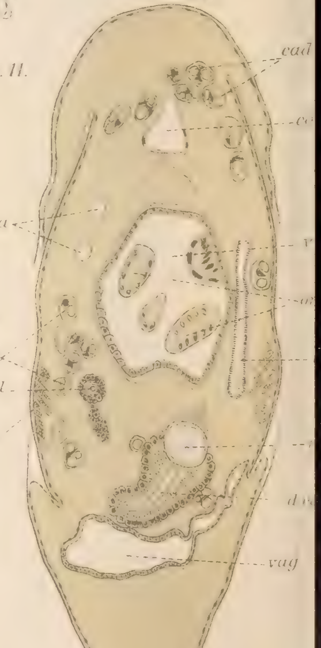


Fig. 11.
cad
co
tra
cad
d obl
mu
vag

Fig. 4.

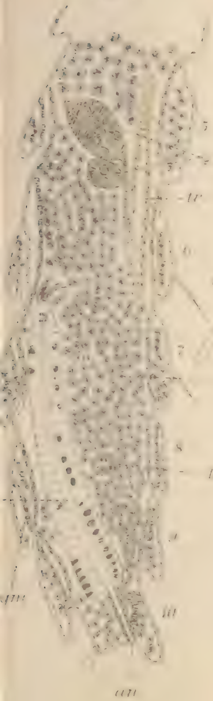

5
au
tr
6
7
8
tr
9
gm
10
an

Fig. 5.

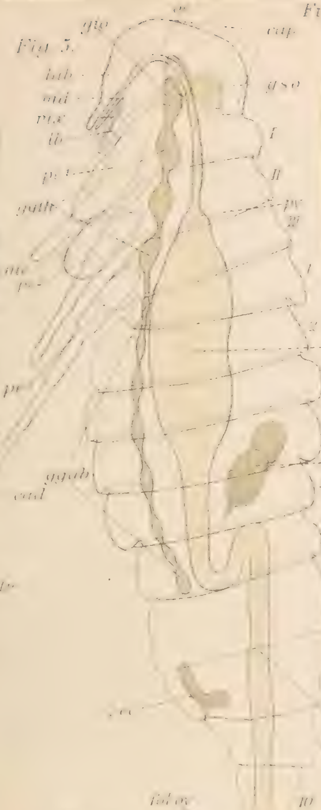

gio
ov
cap
lab
md
mx
lb
gso
I
p
II
guth
pw
III
pe
1
2
vc
pe
3
4
gm
gg ab
cad
5
6
7
8
vc
9
10

Fig. 6

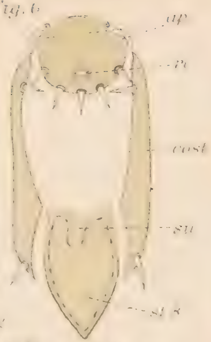

ap
n
cost 9
su
st 8

Fig. 7

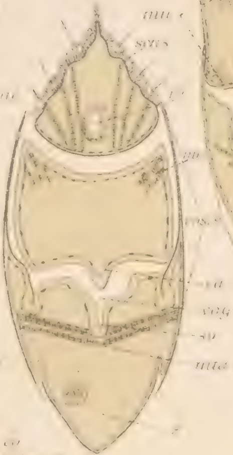

mu
sens
pu
ms
va
vag
sp
mta

Fig. 8.

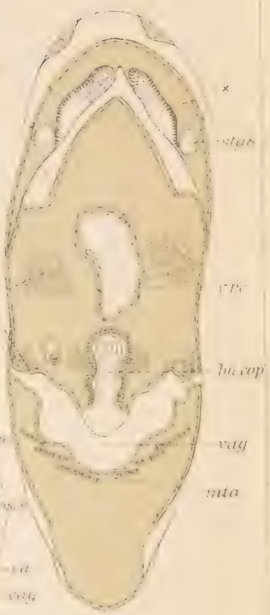
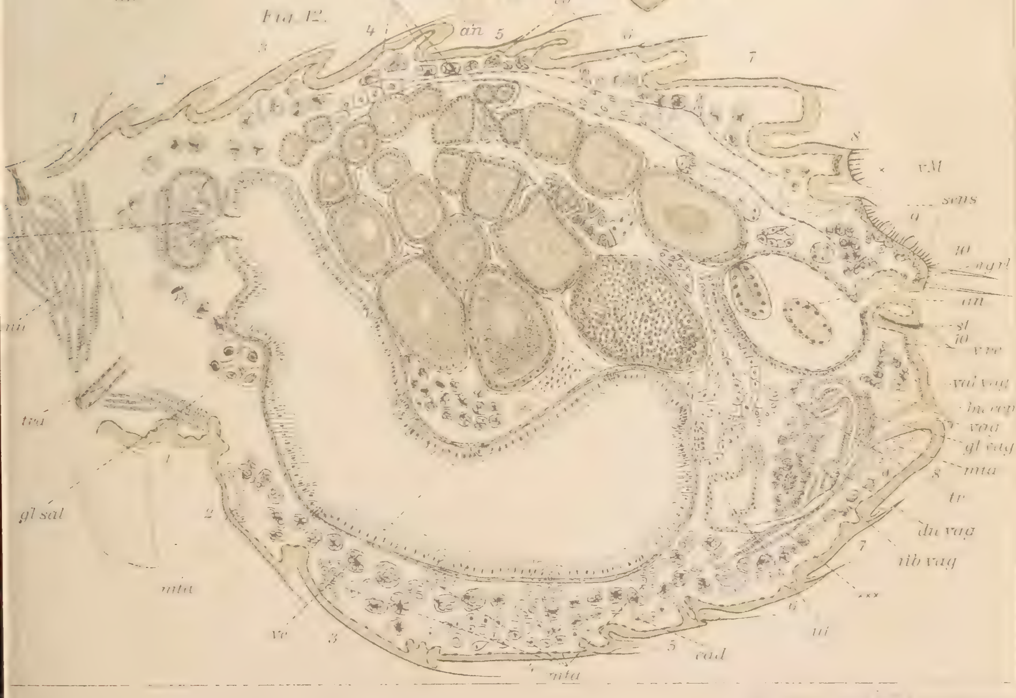

x
stgo
vrc
mu
bu cop
vag
mta

Fig. 12.


fol ov
co
4
an
5
3
6
2
7
1
8
x
vM
sens
9
10
ag rl
an
st
10
vrc
va vag
bu cop
vag
gl vag
mta
8
tr
du vag
7
ub vag
xx
6
ui
5
cad
mta
3
vc
mta
2
1
gl sal
tra
mu

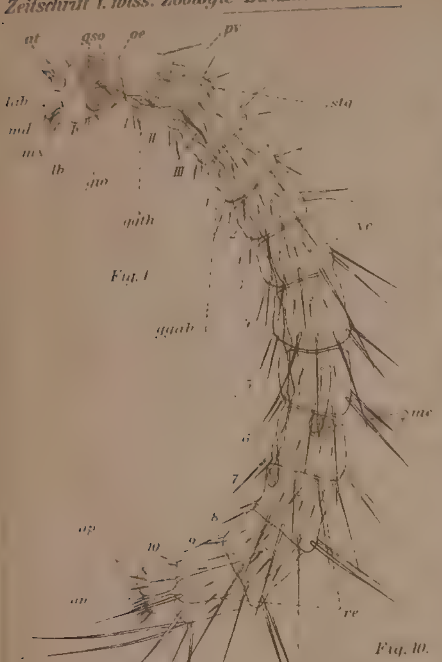


Fig. 1.
at
gso
oe
pv
lab
md
mx
lb
gno
gpth
stg
ve
ggab
♀mc
ap
an
re
I
II
III
5
6
7
8
9
10

Fig. 2.

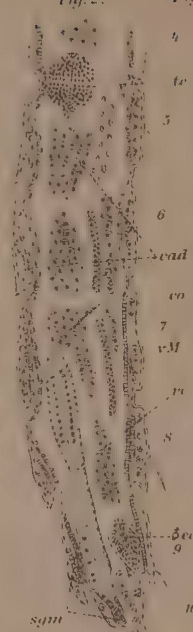

4
5
6
cad
co
7
vM
re
8
♀ec
9
sgm

Fig. 3.

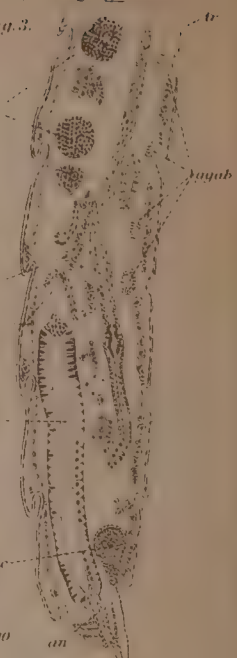

tr
te
ggab
10
an

Fig. 4.

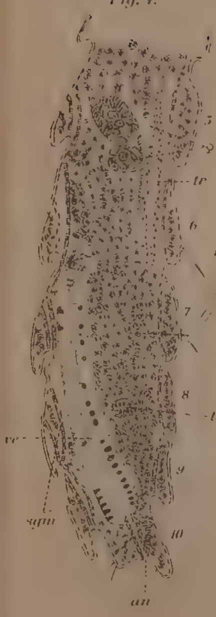

3
te
6
7
8
tr
9
10
re
sgm
an

Fig. 5.

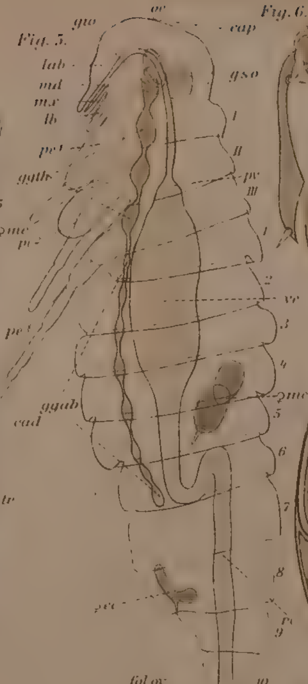

gno
oe
cap
lab
md
mx
lb
gso
pe1
ggth
pv
III
♀mc
pe
pe1
ve
ggab
cad
re
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

Fig. 6.

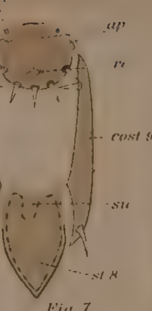

ap
re
cost 9
su
st 8

Fig. 7.

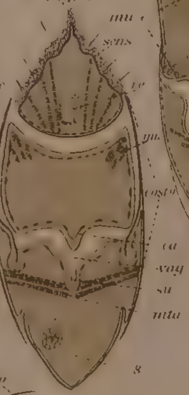

sens
te
gu
cost
ca
vag
su
mta
8

Fig. 8.

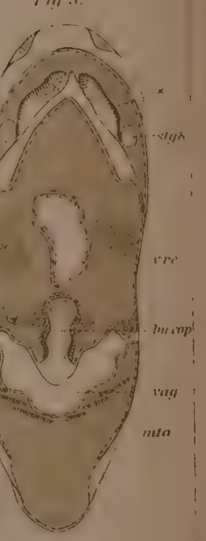

stgk
mu
vre
bu cop
vag
mta

Fig. 9.

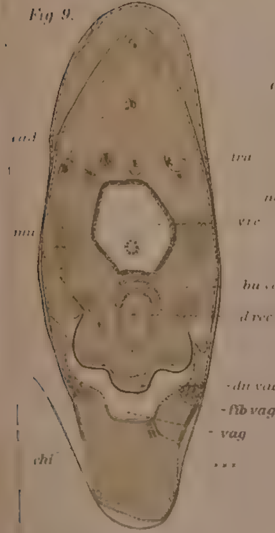

cad
tra
mu
vre
bu cop
d rec s
du vag
fib vag
vag
chi

Fig. 10.

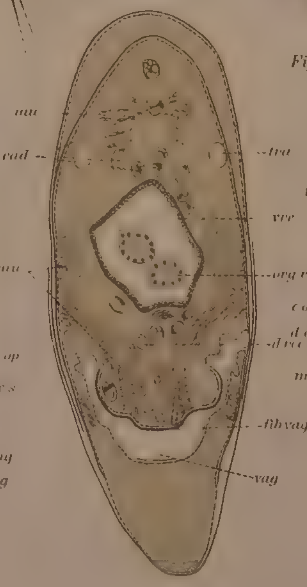

mu
cad
tra
vre
mu
org re
fib vag
vag

Fig. 11.

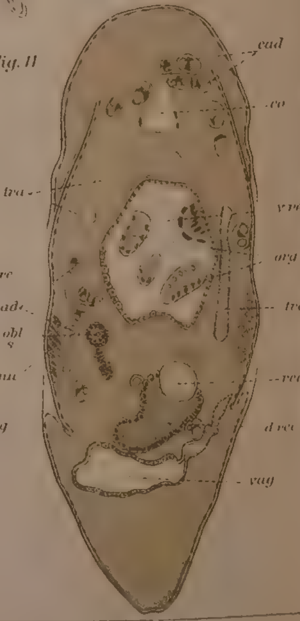
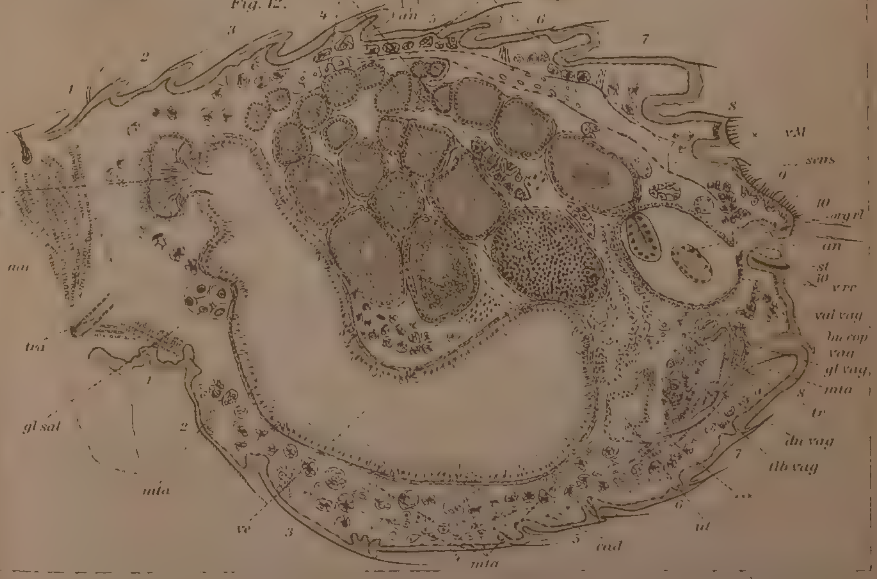

cad
co
tra
vre
org re
tra
cad
d obl
d rec s
mu
rec s
d rec s
vag

Fig. 12.


fol ov
co
an
1
2
3
4
5
6
7
8
vM
sens
9
10
org rl
an
st
10
vre
vai vag
bu cop
vag
gl vag
mta
tr
du vag
fib vag
ut
cad
mta
ve
gl sal
mta
tra
mu
pv

M. Lass gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Fig. 12.

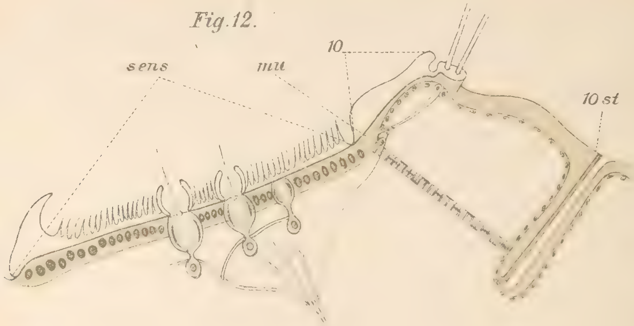

sens
mu
10
10 st

Fig. 13.

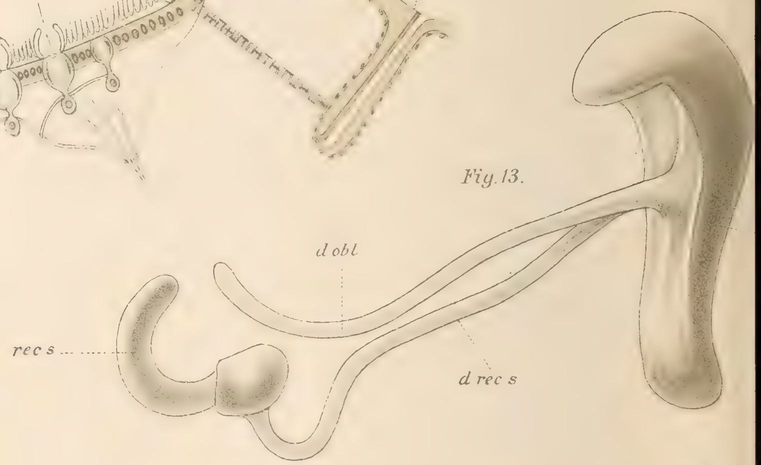
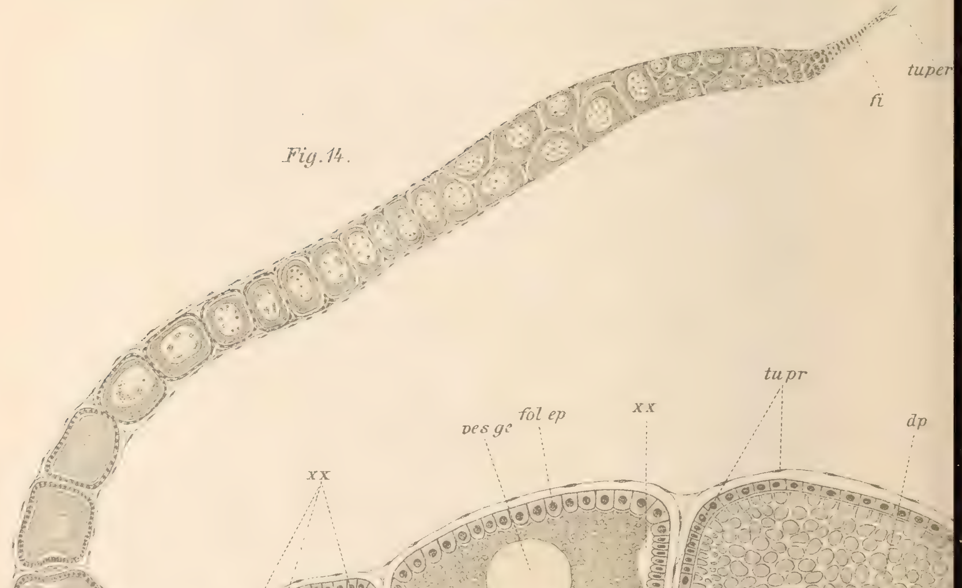

d obl
rec s
d rec s

Fig. 14.


tuper
fi
tu pr
dp
ves ge
fol ep
xx
xx

Verlag v. Wil

op

Fig. 15.

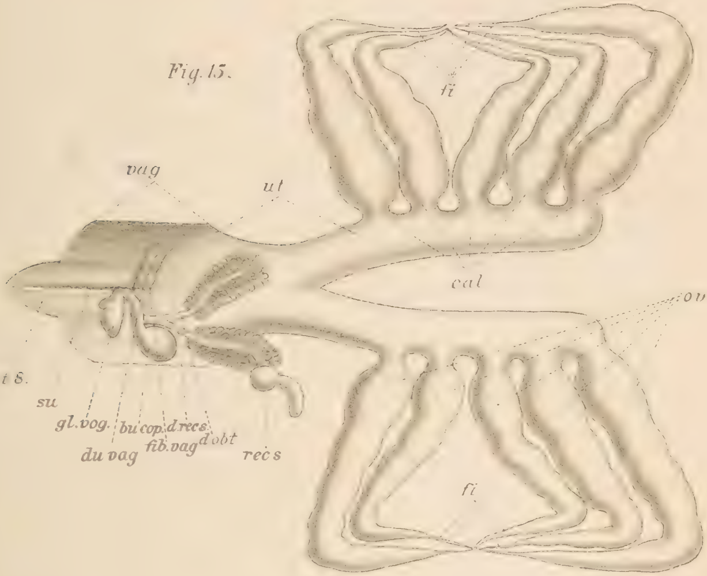
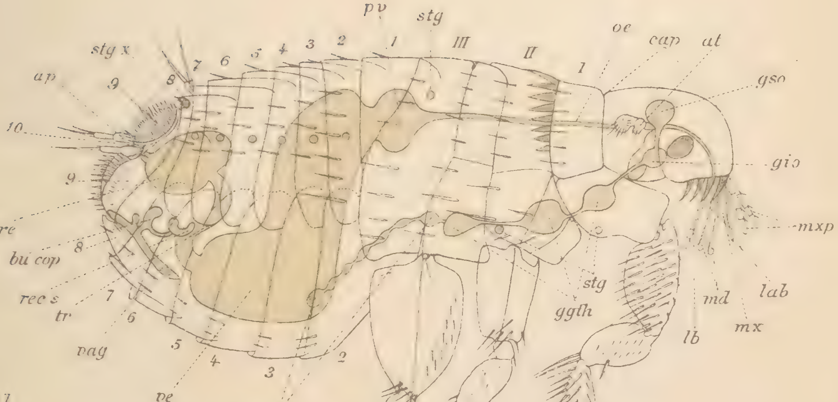
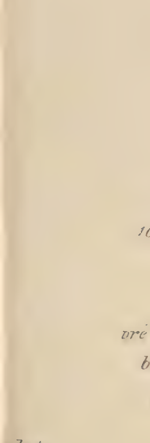

fi
vag
ut
cal
ov
st 8.
su
gl. vag.
bu cop.
d recs
fib. vag
d obt
du vag
rec s
fi

Fig. 16.


pv
stg
stg x
ap
9
8
7
6
5
4
3
2
1
III
II
I
oe
cap
at
gso
10
9
gio
vre
bu cop
8
mxp
rec s
7
tr
6
stg
ggth
lab
md
mx
lb
vag
5
4
3
2
ve
ggab



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

lmann in Leipzig.

Fig. 12.

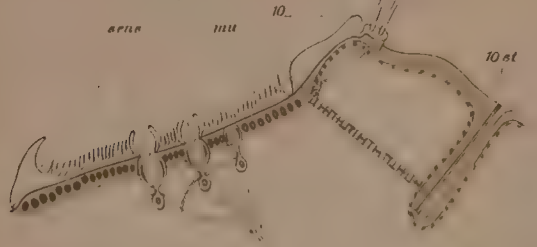

sene
mu
10.
10 st

Fig. 13.

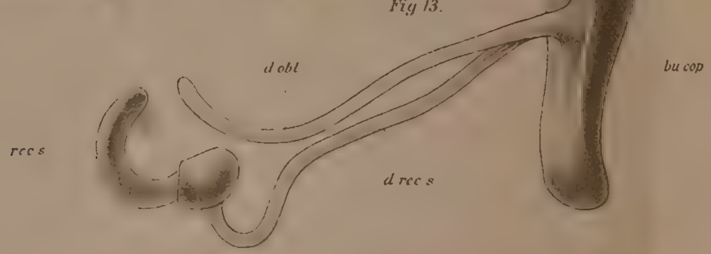

d obl
bu cop
rec s
d rec s

Fig. 14.

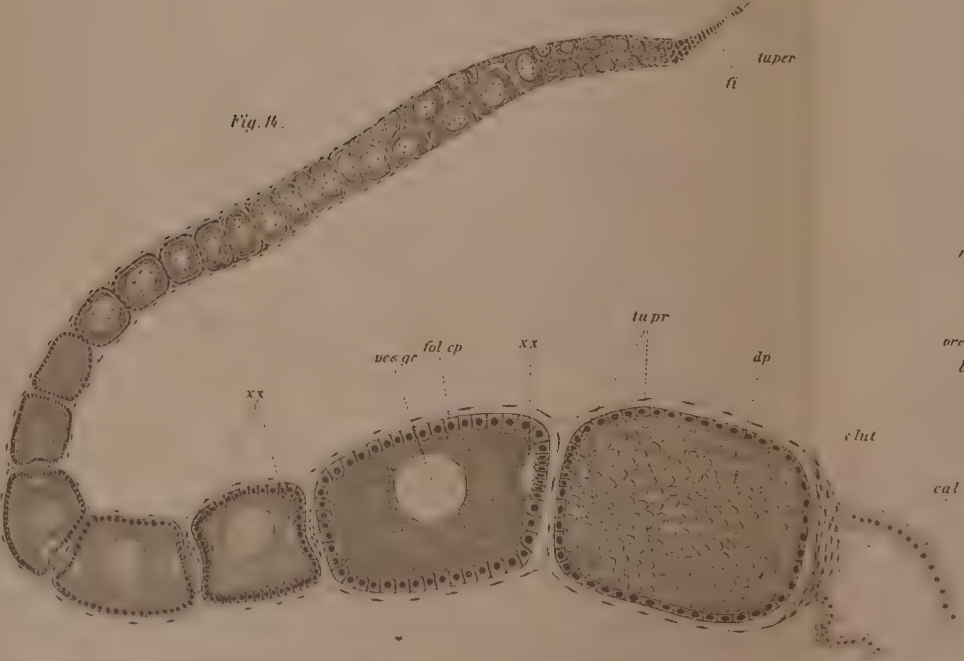

tuper
fi
tu pr
ves ge
fol ep
x x
dp
x x
clut
cal

Fig. 15.

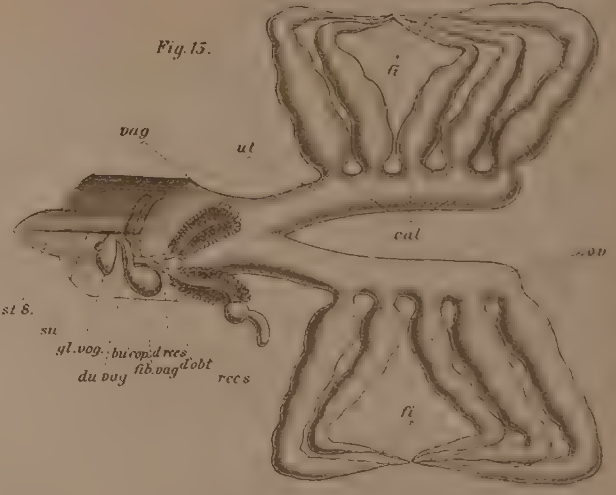
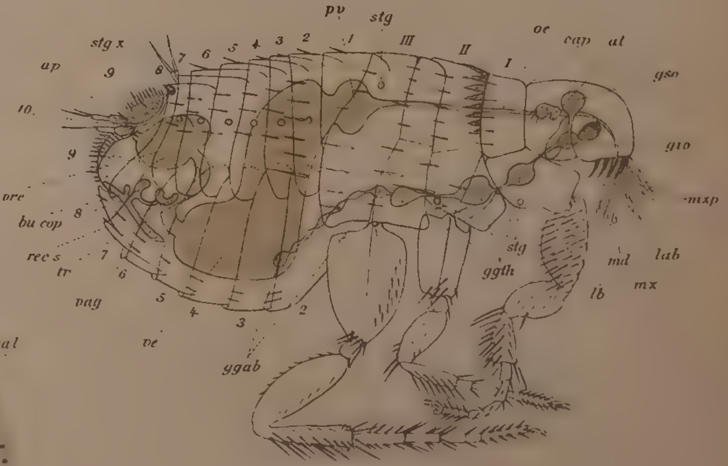
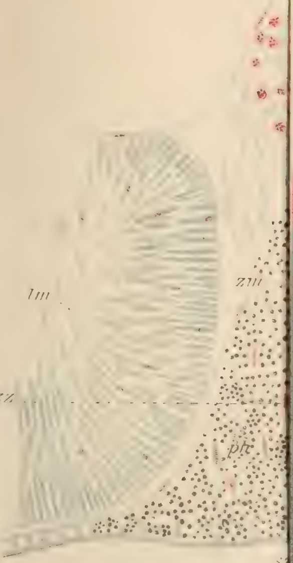

vag
ut
fi
cal
ov
st 8.
su
gl. vag.
bu cop
d rec s
du vag
fib. vag
d obt
rec s
fi

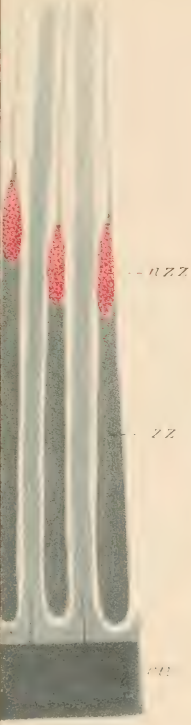
Fig. 16.


pv
stg
stg x
7
6
5
4
3
2
1
III
II
I
oe
cap
at
ap
9
8
gso
10.
9
gio
ore
8
mxp
bu cop
stg
rec s
7
tr
6
ggth
md
lab
vag
5
4
3
2
lb
mx
ve
ggab

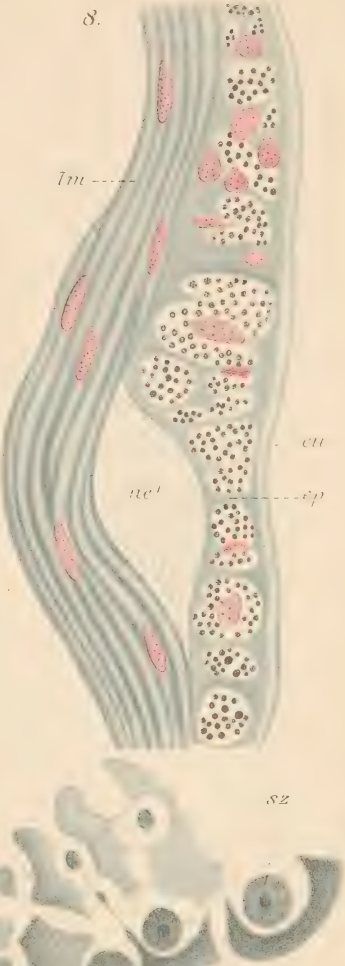
Wilhelm Engelmann in Leipzig.

4.

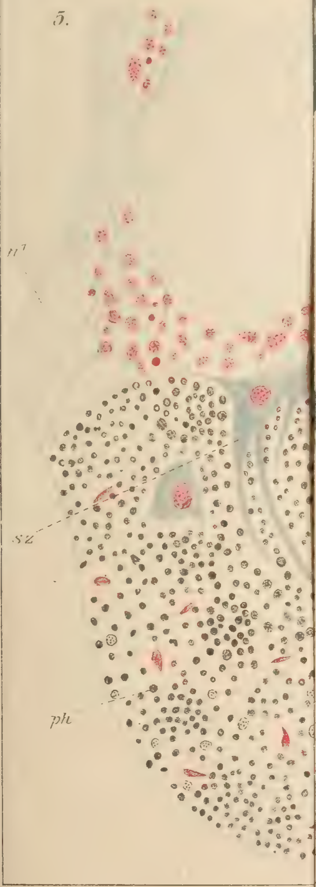

lm
zm
azz
ph
sz



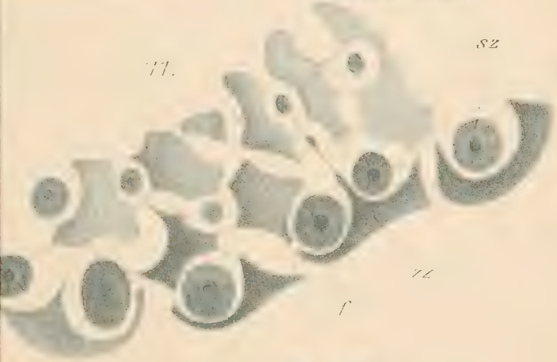
8.



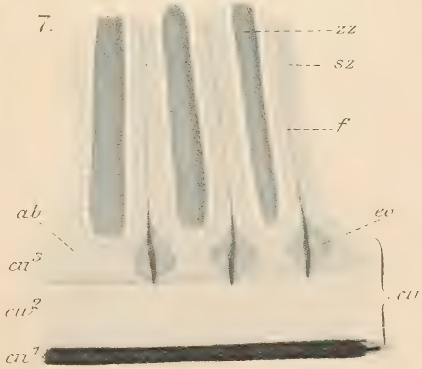
5.



11.



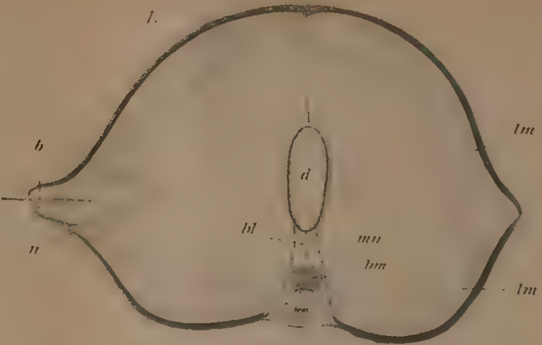
7.


zz
sz
f
ab
eo
cu³
cu²
cu¹
cu

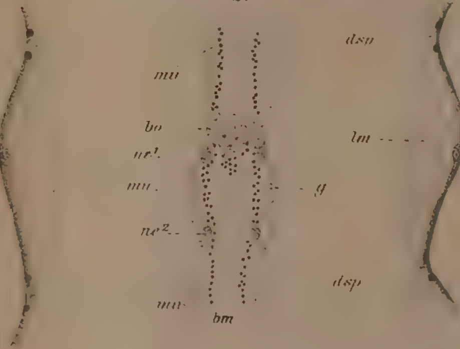
O Schröder gez.

Lith.Anst.v.E.A.Funke,Leipzig

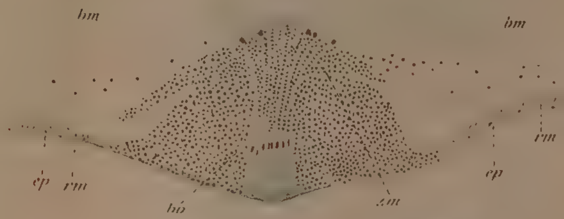
1.


b
n
d
bl
mu
bm
lm
lm

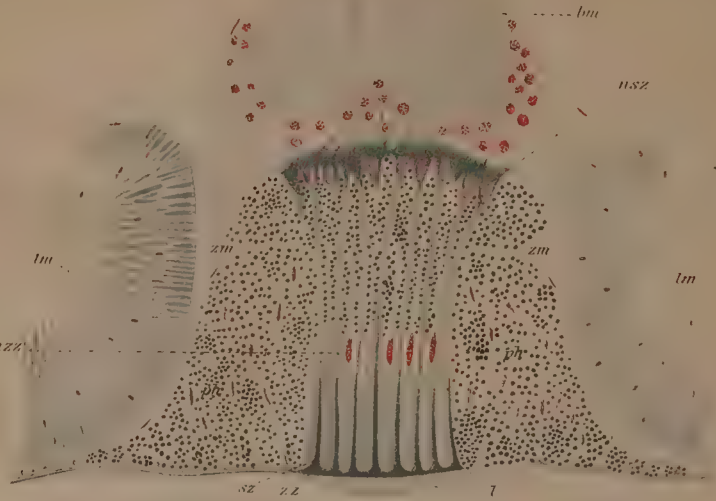
2.


dsp
mu
bo
ne¹
mu
ne²
mu
bm
g
lm
dsp

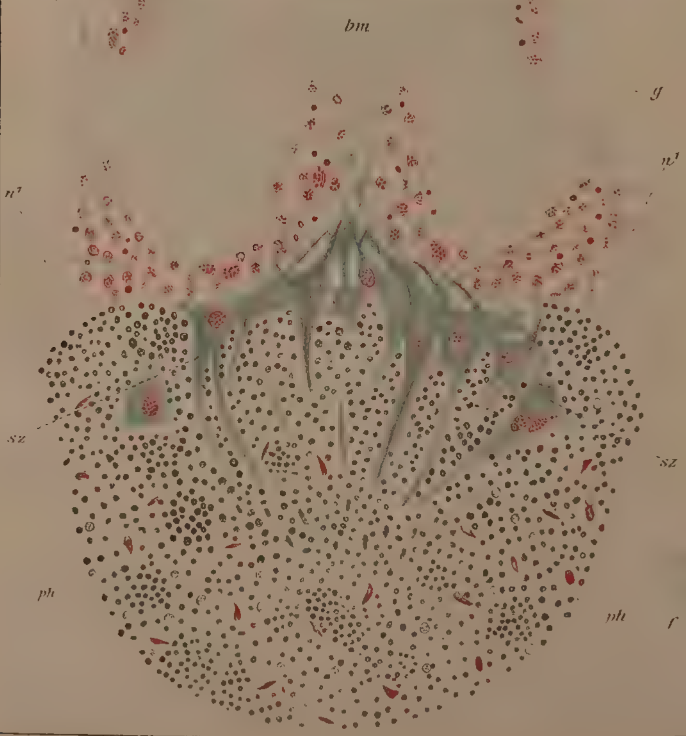
3.


bm
bm
ep
rm
bo
zm
rm
ep

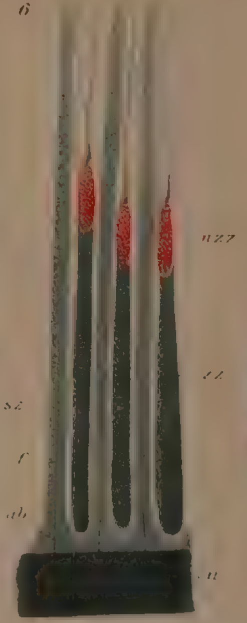
4.


bm
nsz
lm
zm
zm
lm
nzz
ph
ph
sz
zz
l

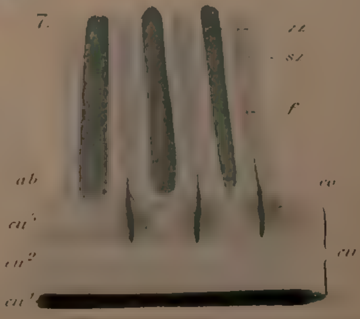
5.


bm
g
n¹
n¹
sz
sz
ph
ph
f

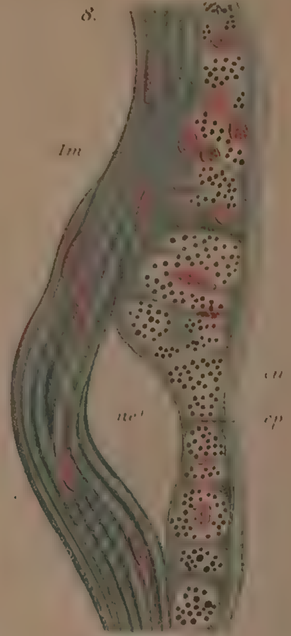
6


nzz
zz
sz
f
ab
n

7.


zz
sz
f
ab
cu
cu¹
cu²
cu¹
cu

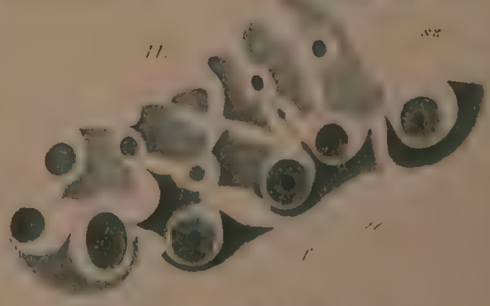
8.



9.

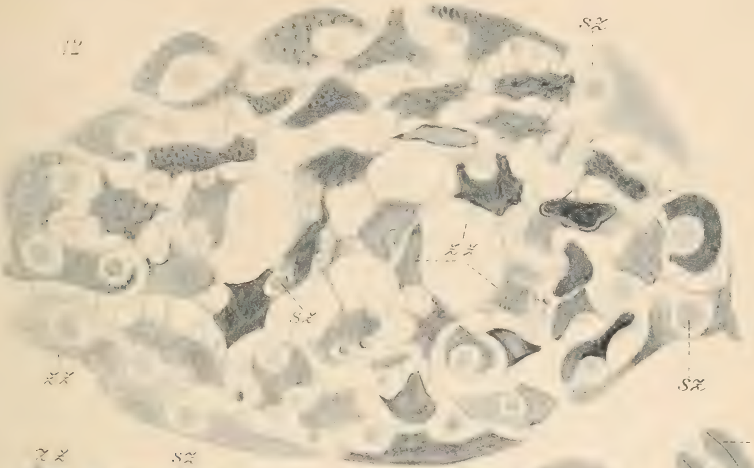
10.

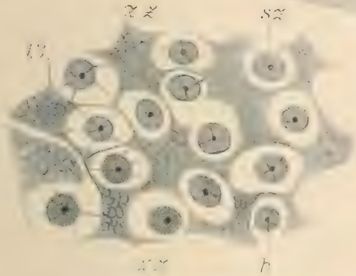
11.

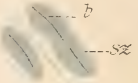


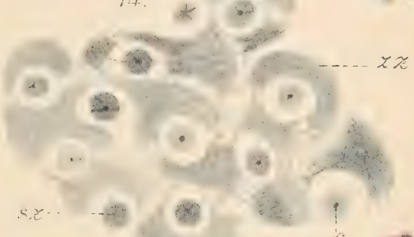
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

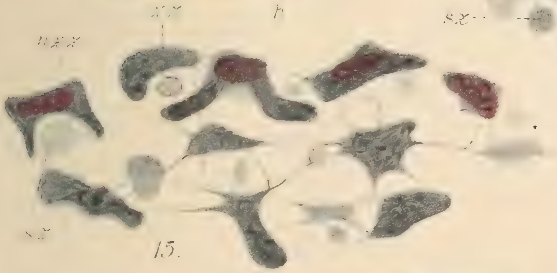
Lith. Anst. v. A. Funke, Leipzig

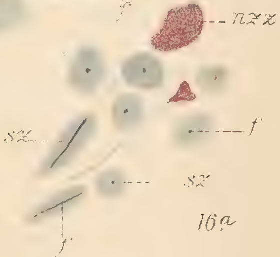

12.
sz
zz
sz
sz
zz

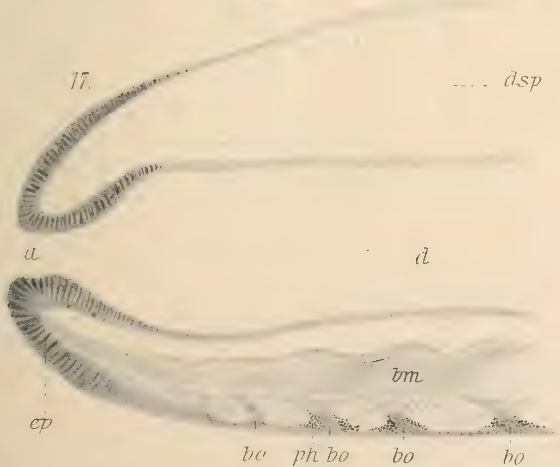

13.

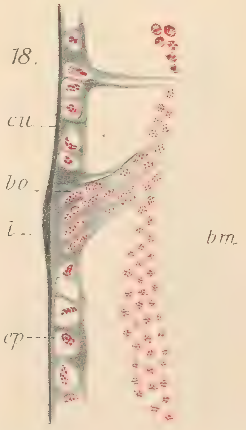

16b.


14.


15.

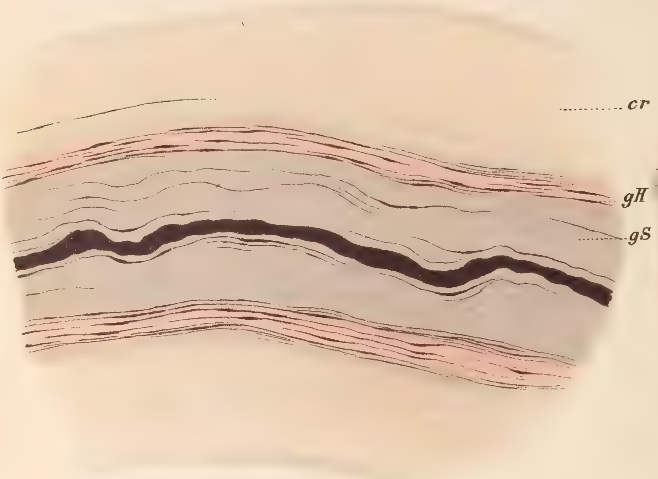

16a.


17.
dsp
a
d
bm
ep
bo
ph bo
bo
bo


18.

C. Schröder gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 1.



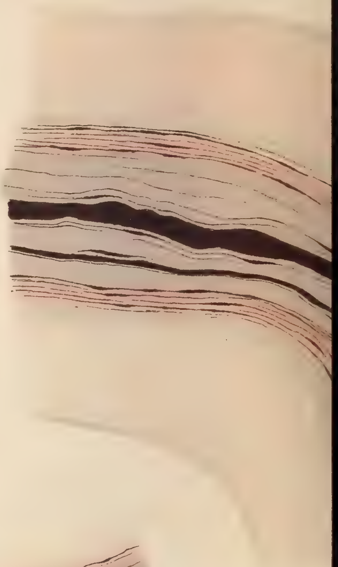


Fig. 4.

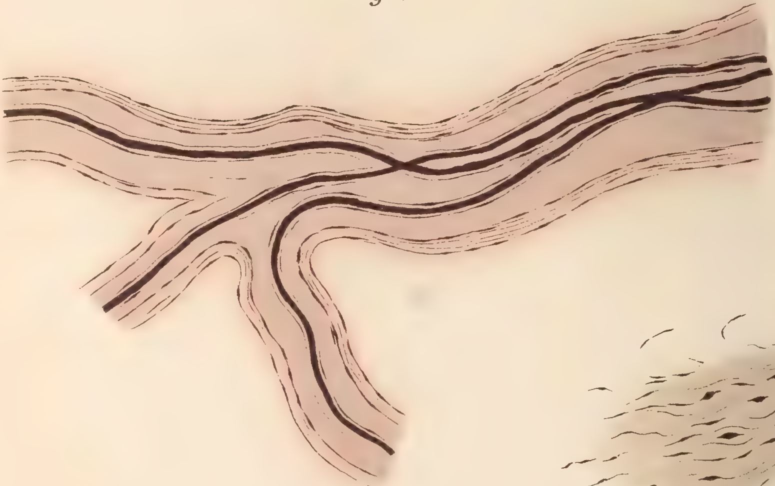


Fig. 5.

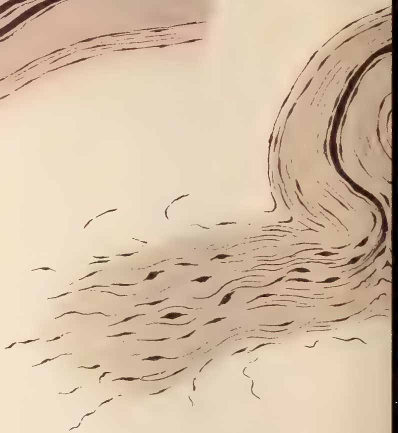
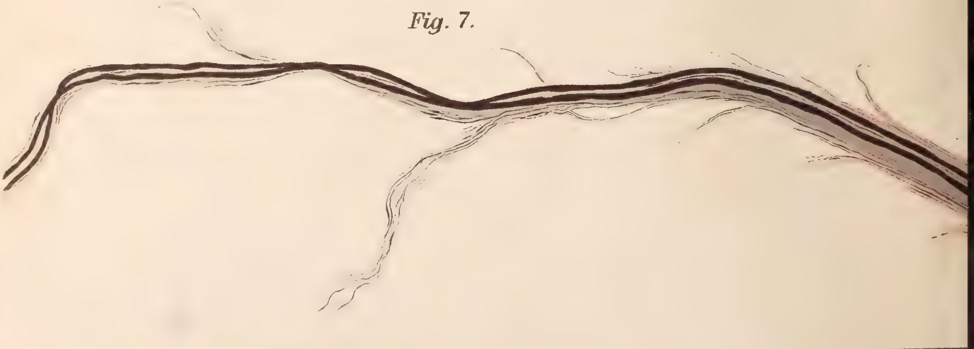


Fig. 7.



Verlag von Wilh

g. 2.

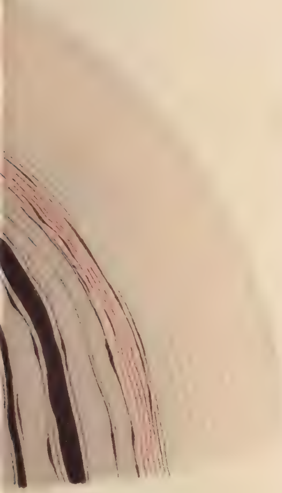
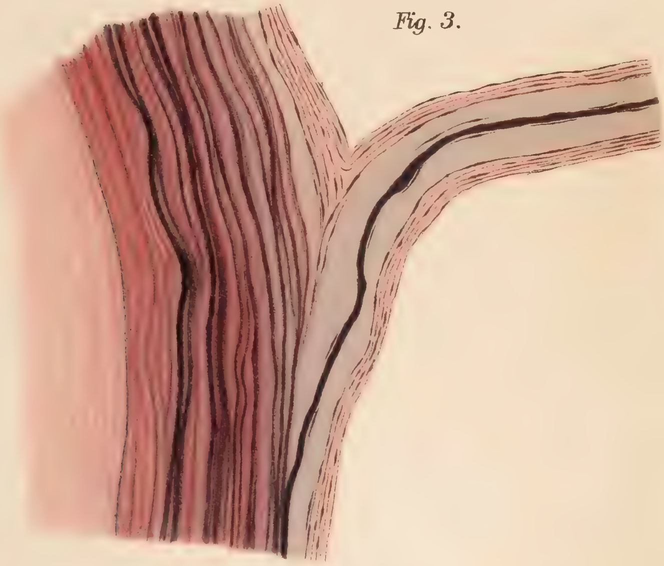


Fig. 3.



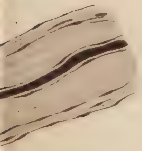


Fig. 6.

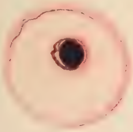


Fig. 8.

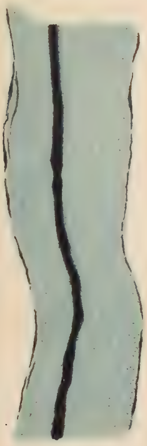
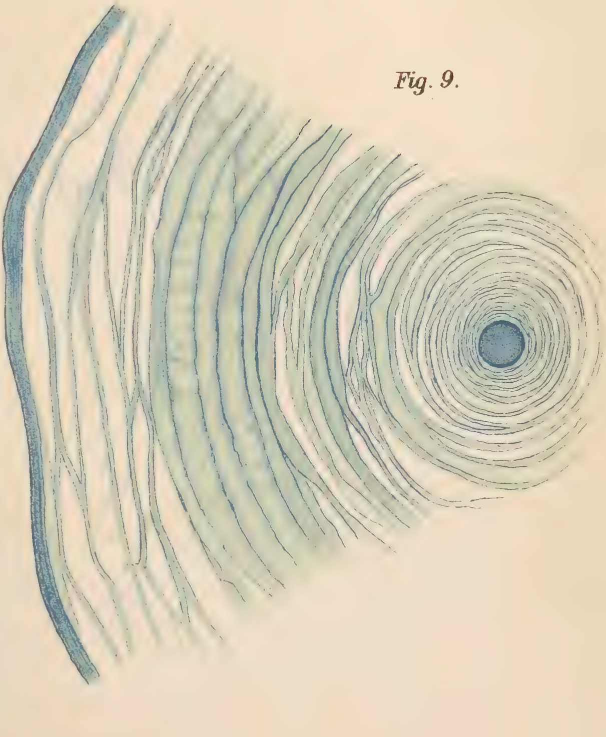


Fig. 9.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.

ann in Leipzig

Fig. 1.

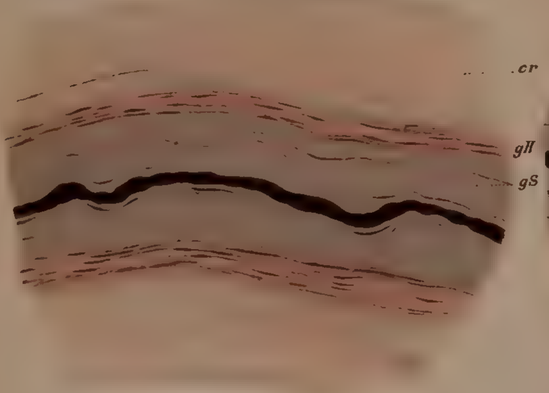


Fig. 2.

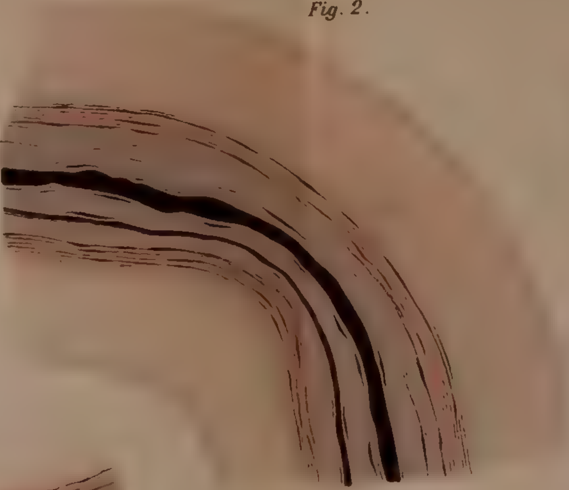


Fig. 3.

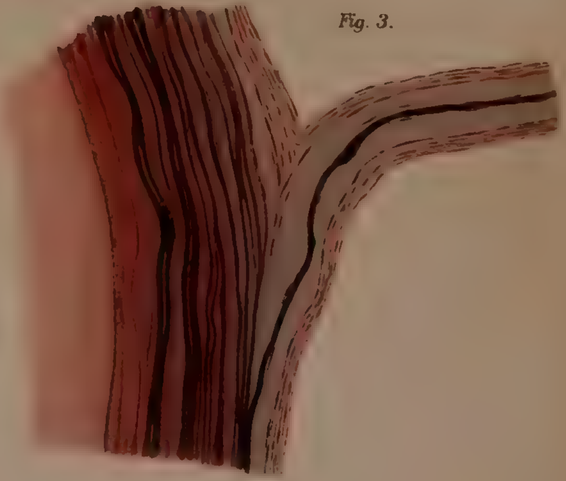


Fig. 4.

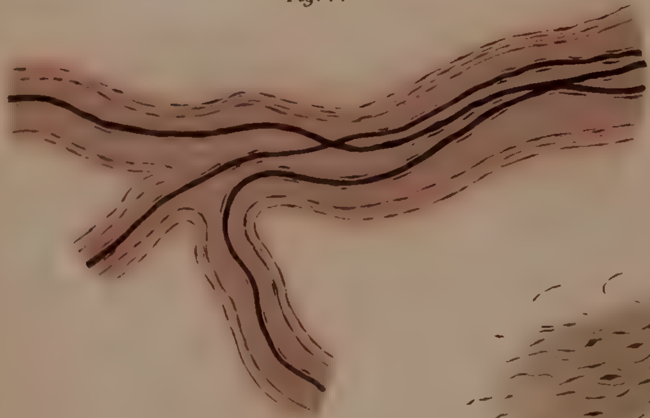


Fig. 5.

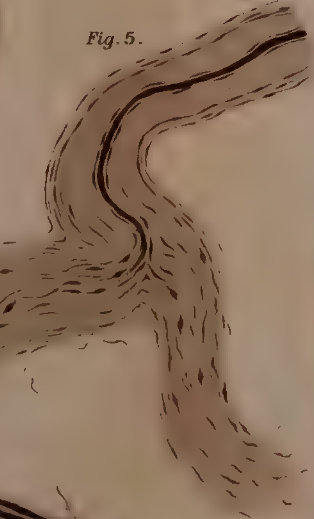


Fig. 6.

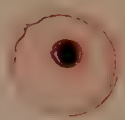


Fig. 7.

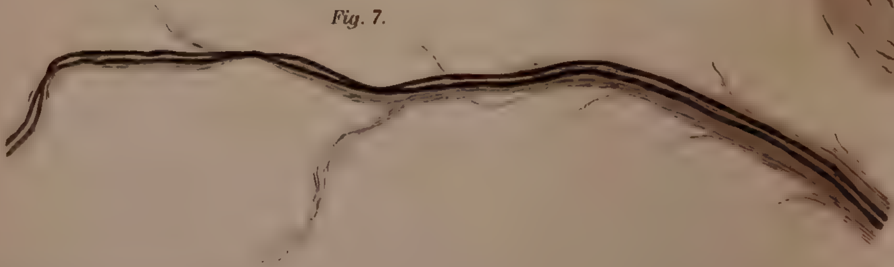


Fig. 8.

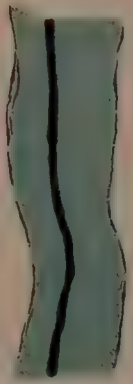
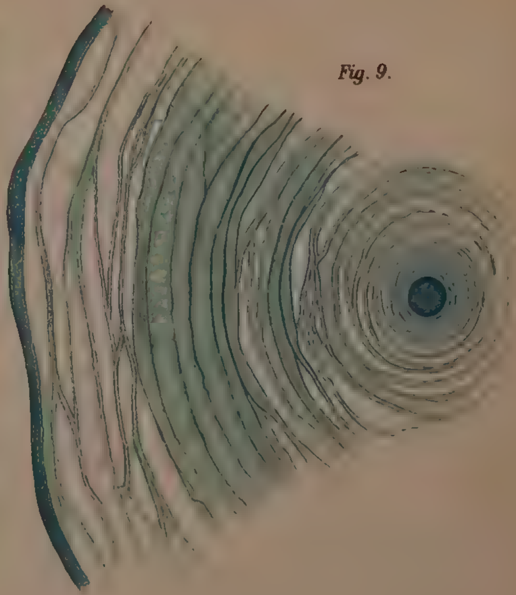


Fig. 9.



[illegible] Leipzig

Fig

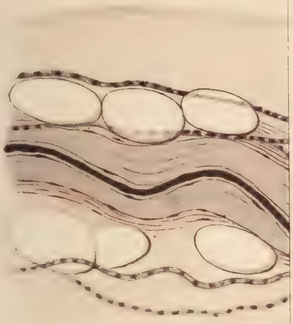
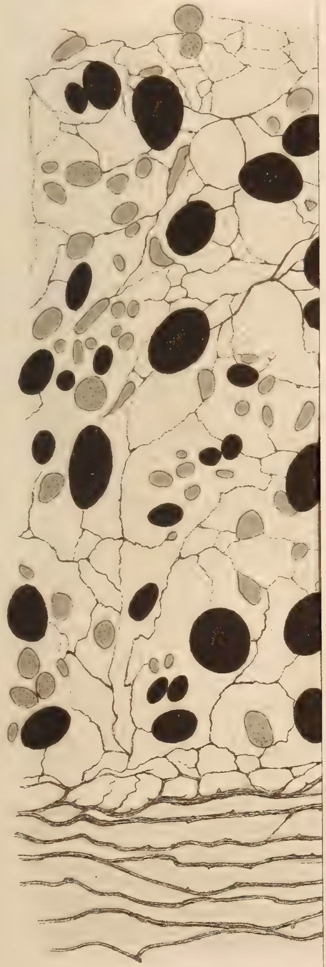


Fig.12.



A.Nannizzi gez.

Fig. 10.

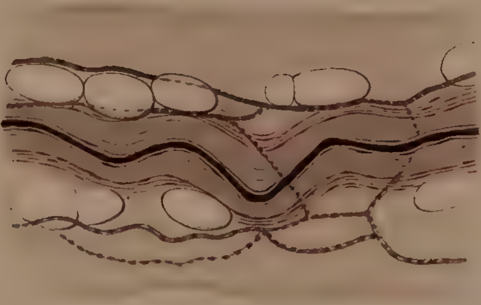


Fig. 13.

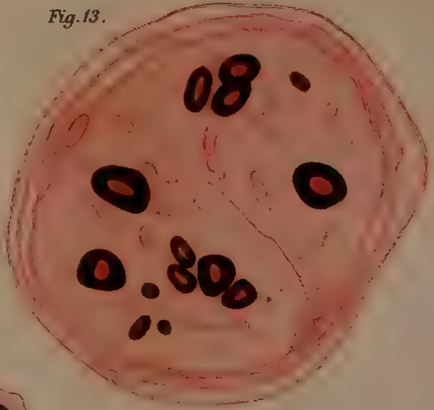


Fig. 12.

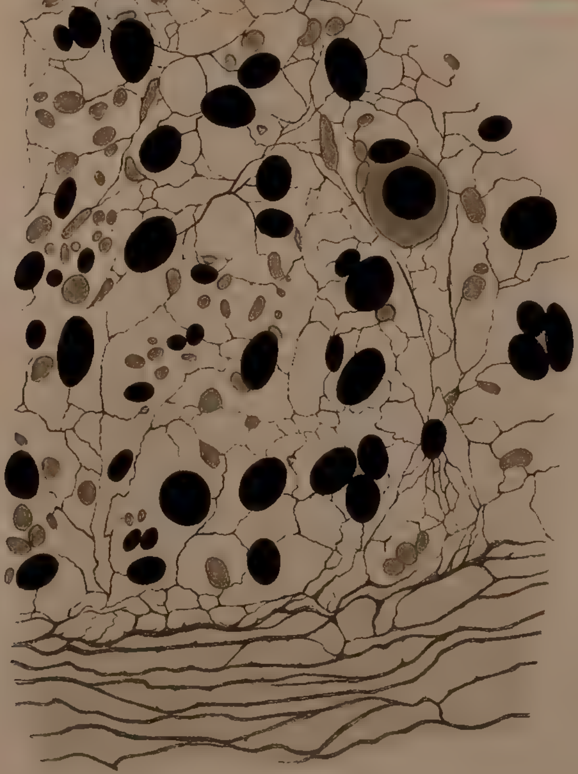


Fig. 11.

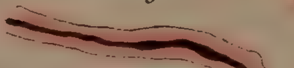


Fig. 14.

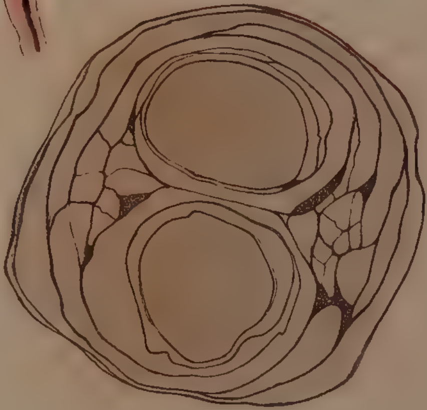
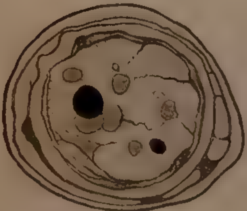


Fig. 15.



A Naumann gez.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 1.

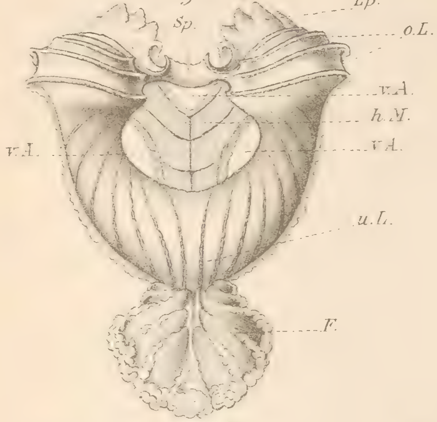
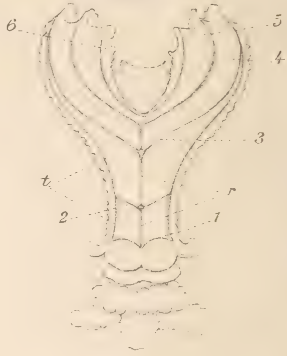

Lp.
Sp.
o.L.
v.A.
h.M.
v.A.
v.A.
u.L.
F.

Fig. 2a



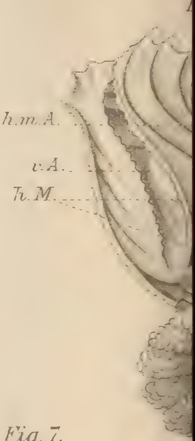


Fig. 5.

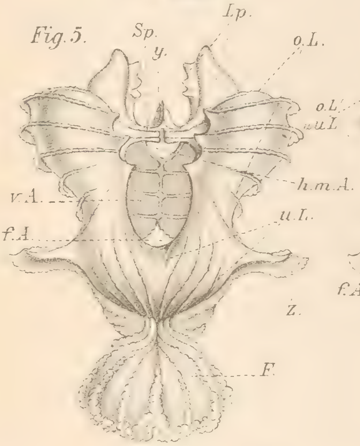

Sp.
y.
Lp.
o.L.
o.L.
u.L.
h.m.A.
v.A.
u.L.
f.A.
z.
F.

Fig. 6.

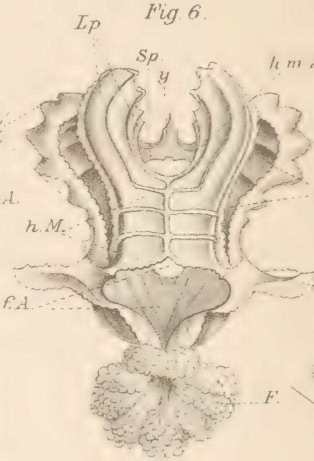
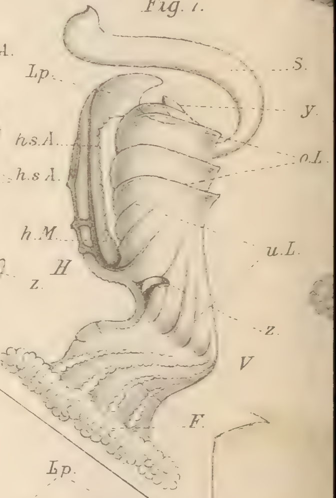

Lp
Sp
y
h.m.A.
h.M.
f.A.
z.
F.

Fig. 7.


S.
Lp.
y.
h.s.A.
o.L.
h.s.A.
h.M.
u.L.
H
z.
V
F.

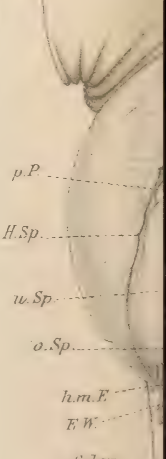

p.P.
H.Sp.
u.Sp.
o.Sp.
h.m.E
F.W.
Schw.

Fig. 11.

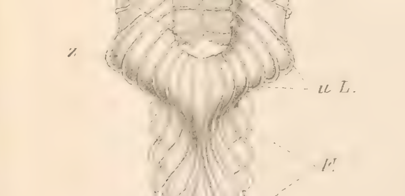
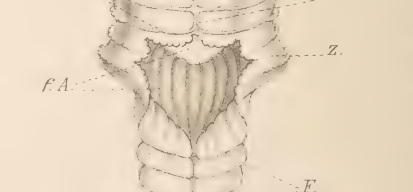

Lp.
y
v.A.
a.L.
z.
u.L.
F.

Fig. 12.


Lp.
h.m.A.
i.s.
n
r.
z.
f.A.
F.

h E Vallar

Taf. XI.

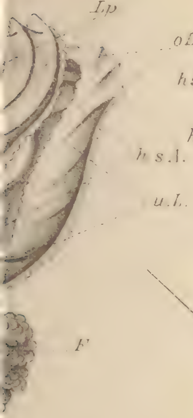

Lp
oL'
h.s.A.
u.L.
F

Fig. 3.

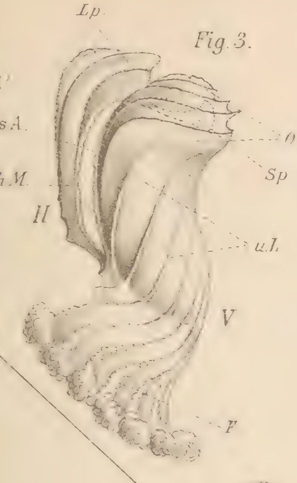

Lp.
hsA.
oL.
h.M.
Sp
H
uL
V
F

Fig. 4.

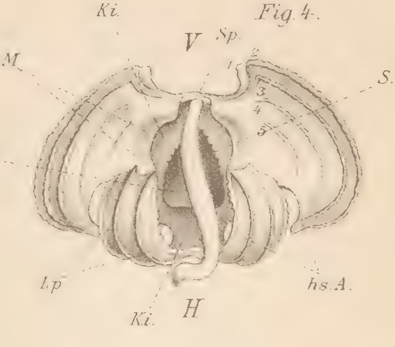

Ki.
V
Sp.
M.
1
2
3
4
5
S.
Dr.
Lp
hs.A.
Ki.
H

Fig. 8.

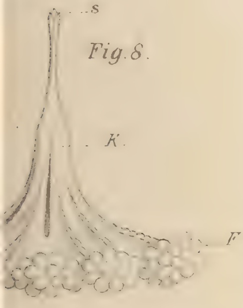


Fig. 9.

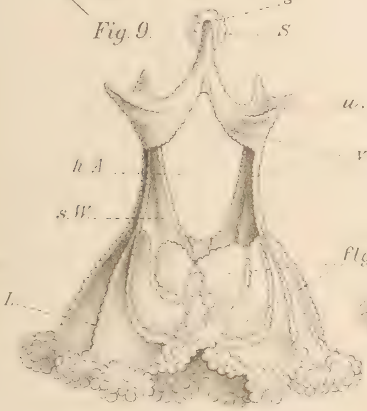
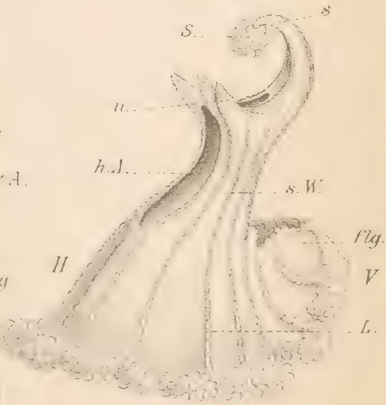

s
S
u.
h.A
v.A.
s.W.
flg
L.

Fig. 10.


s
S.
u.
h.A.
s.W.
flg.
H
V
L.

13.

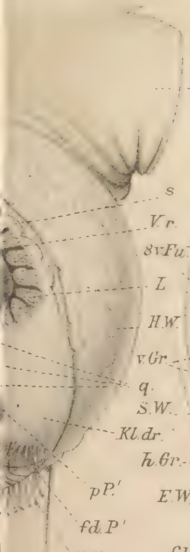

H.F.
s
V.r.
8vFu.
L
H.W.
q.
Kl.dr.
pP'
fd.P'
fd.P.

Fig. 14.

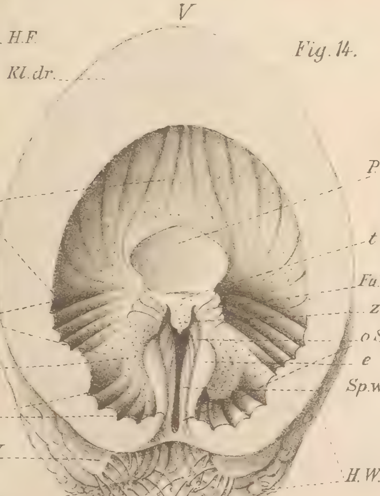
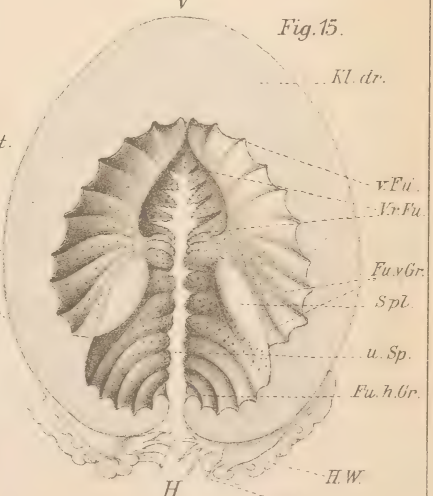

V
Kl.dr.
Pst.
t
FaW.
z.
v.Gr.
oSp.
S.W.
e
Sp.w.
h.Gr.
E.W.
H.W.
fd.P.
H

Fig. 15.


V
Kl.dr.
v.Fu.
Vr.Fu.
Fu.vGr.
Spl.
u.Sp.
Fu.h.Gr.
H.W.
fd.P.
H

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Fig 1

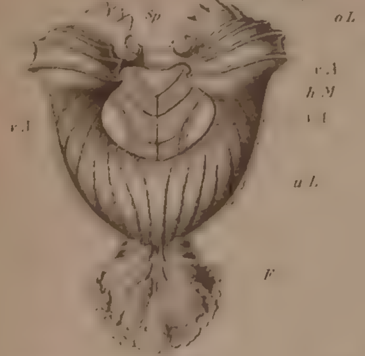

Sp
Lp
oL
vA
hM
vA
vA
uL
F

Fig 2a

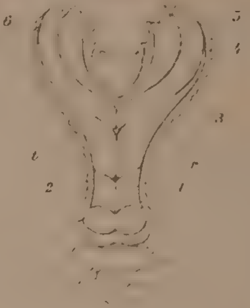


Fig 2

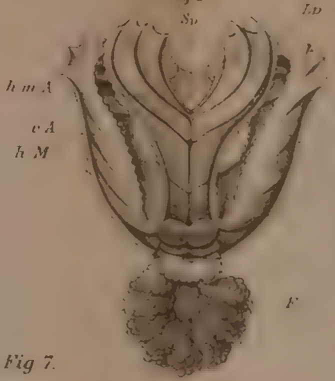

Sp
Lp
hmA
vA
hM
F

Fig 3.

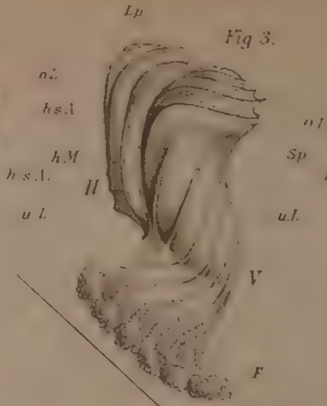

Lp
oL
hsA
hM
hsA
H
uL
oL
Sp
Dr
uL
V
F

Fig 4

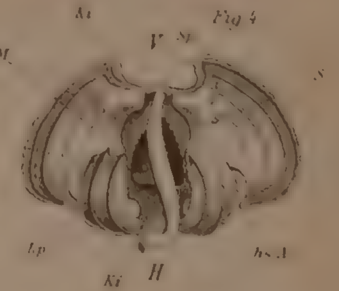

Kt
V
M
M
S
Lp
Kt
H
hsA

Fig 5

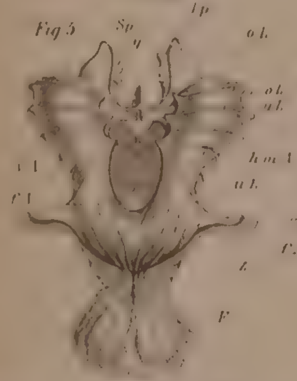

Sp
y
Lp
oL
oL
uL
vA
fA
hmA
uL
fA
z
F

Fig 6

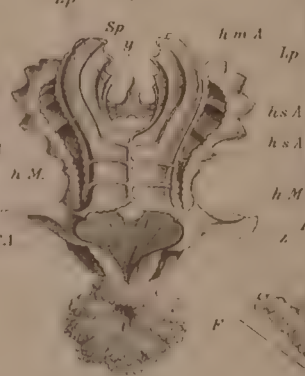

Lp
Sp
y
hmA
hM
F

Fig 7.

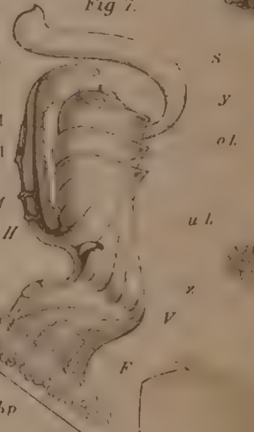

Lp
hsA
hsA
hM
H
z
S
y
oL
uL
z
V
F

Fig 8.

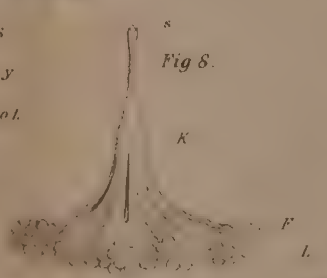


Fig 9

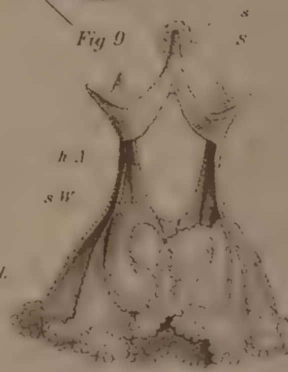


Fig 10

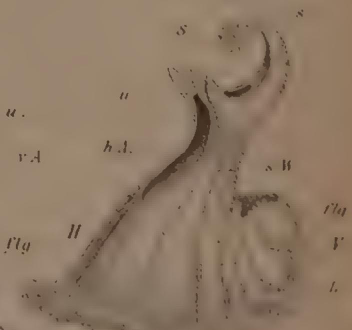

s
S
u
hA
sW
flg
flg
H
V
L

Fig 11

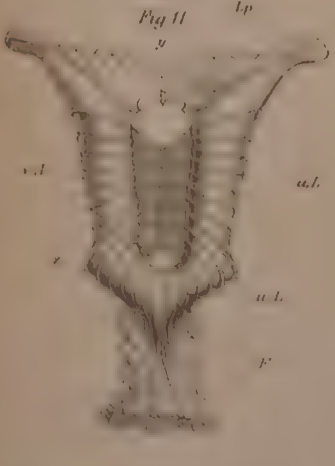

Lp
y
vA
uL
z
uL
F

Fig 12.

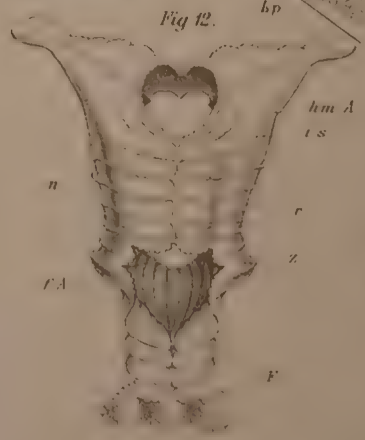

Lp
hmA
ts
n
r
z
fA
F

Fig 13

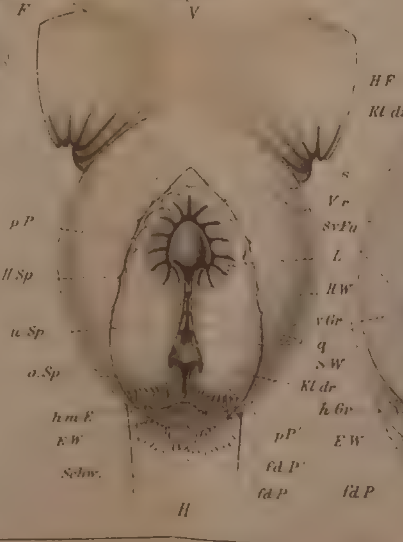

V
HF
Kl dr
s
Vr
SvFu
pP
L
HSp
HW
uSp
vGr
q
oSp
SW
Kl dr
hGr
hmE
EW
pP'
EW
fdP'
Schw.
fdP
fdP
H

Fig 14.

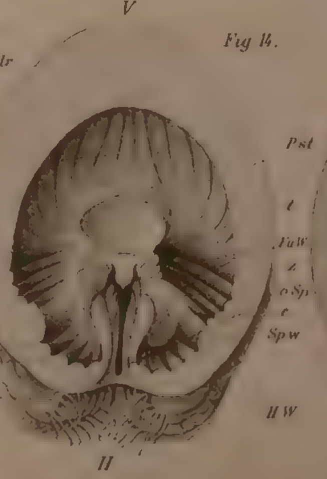

V
Pst
t
FuW
z
oSp
c
Spw
HW
H

Fig. 15

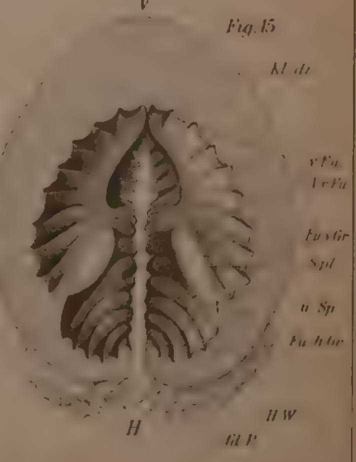
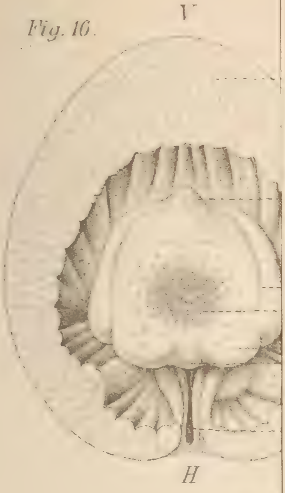

V
Kl dr
vFu
IvFu
FuvGr
Spl
uSp
FuhGr
HW
fdP
H

Fig. 16.



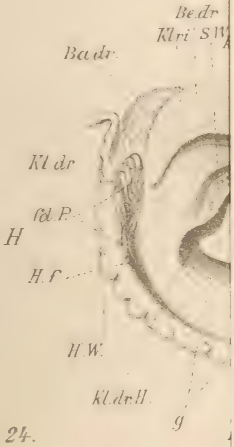
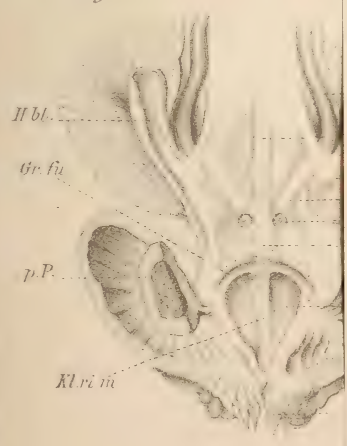

Be.dr
Kl.ri
S.W
Ba.dr
Kl.dr
Gd.P
H
H.f
H.W
Kl.dr.H
g

Fig. 24.


H.bl
Gr.fu
p.P
Kl.ri.m

[illegible]

Fig. 16.

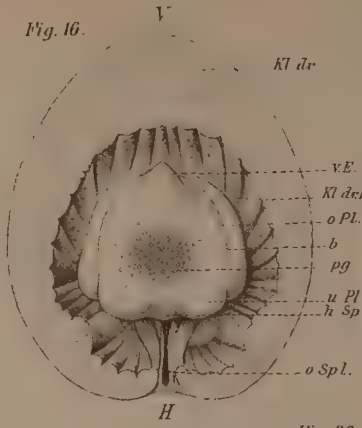

V
Kl dr
v.E.
Kl dr H.
o Pl.
b
pg
u Pl
h Sp
o Spl.
H

Fig. 17.

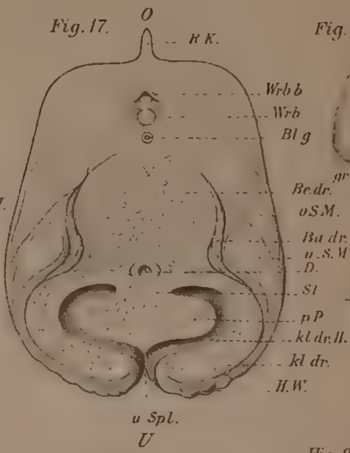

O
R K.
Wrb b
Wrb
Bl g
Be.dr.
o S.M.
Ba dr.
u.S.M
D.
St
p P
kl dr.H.
kl dr.
H.W.
u Spl.
U

Fig. 18.

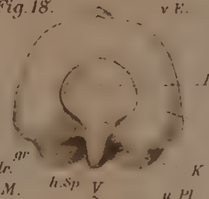

v E.
P.st
gr
h.Sp
K
u Pl

Fig 19.

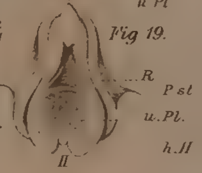

V
R
P st
u. Pl.
h.H
H

Fig. 20.

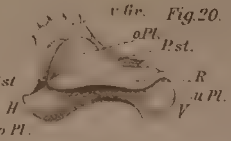

v Gr.
o Pl.
P.st.
R
u Pl.
H
V
o Pl.

Fig 21.a

Fig. 21.

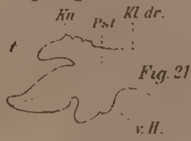

Kn
Pst
Kl dr.
t
v. H.

Fig. 22.

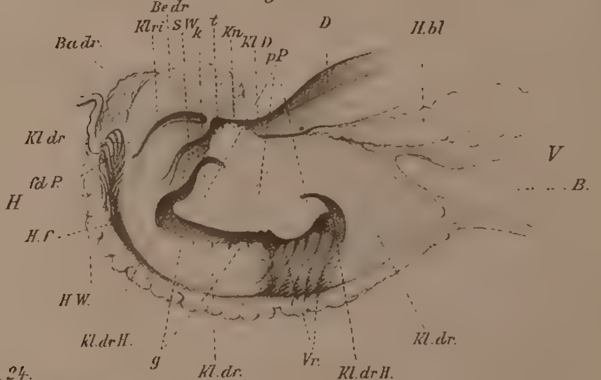

Be dr
Kl ri
S W
k
t
Kn
Kl D
pP
D
H.bl
Ba dr.
Kl dr
fd P.
H
H.r
V
B.
H W.
Kl.dr H.
g
Kl. dr.
Vr.
Kl.dr H.
Kl.dr.

Fig 23.

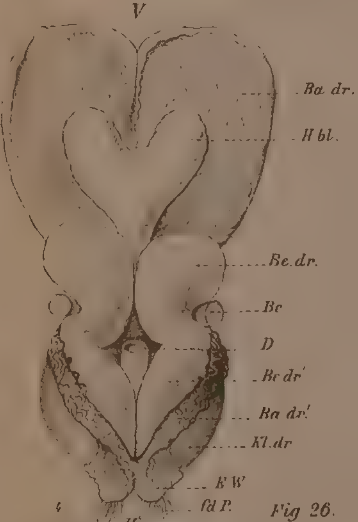

V
Ba. dr.
H bl.
Be.dr.
Be
D
Be dr'
Ba dr'
Kl.dr
E W
fd P.
H

Fig. 24.

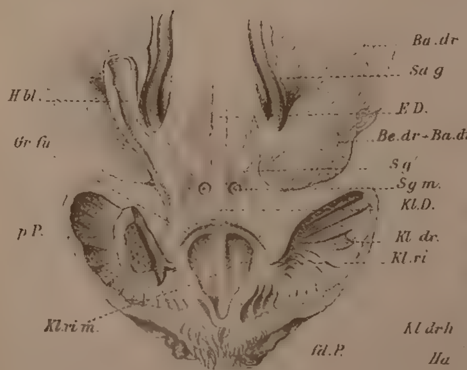

Ba. dr
Sa g
H bl.
E D.
Gr fu
Be.dr+Ba.dr.
Sg'
Sg m.
Kl.D.
p P.
Kl. dr.
Kl.ri
Kl.ri m.
fd.P.
Kl drh
Ha

Fig 25.

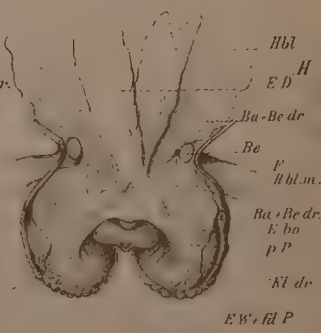

Hbl
H
E D
Ba+Be dr
Be
F
H bl.m.
Ba+Be dr.
E bo
p P
Kl dr
E W+fd P

Fig 26.

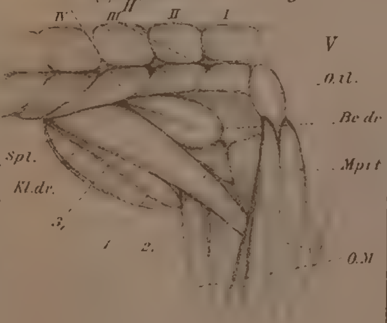

IV
III
II
I
V
O.tl.
Be dr
Spl.
Kl.dr.
Mp t
3,
1
2.
O.M

Fig. 1.

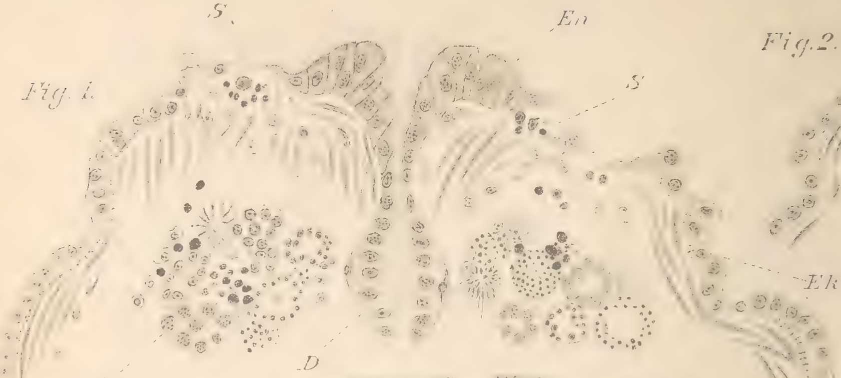


Fig. 2.

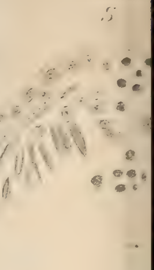


Fig. 4.

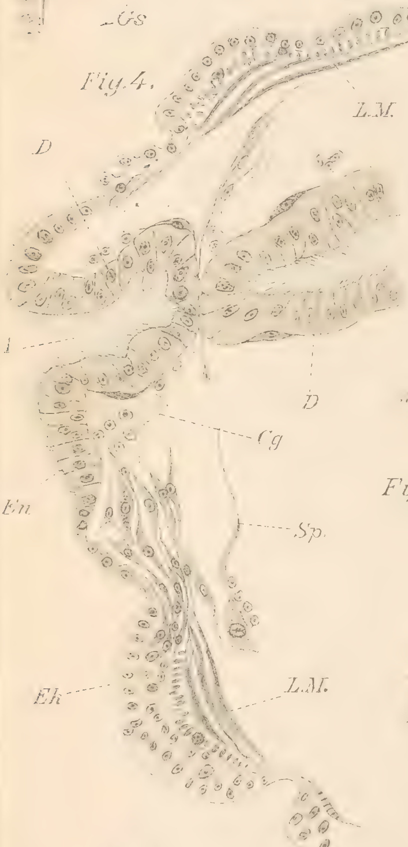

L.M.
D
A
D
Cg
Sp.
En
Ek
L.M.

Fig. 5.

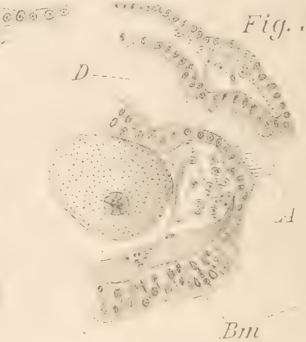


Fig. 6.

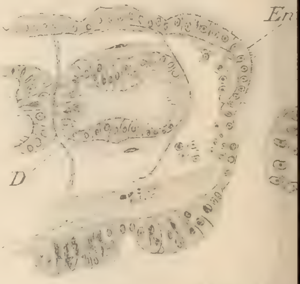


Fig. 9.

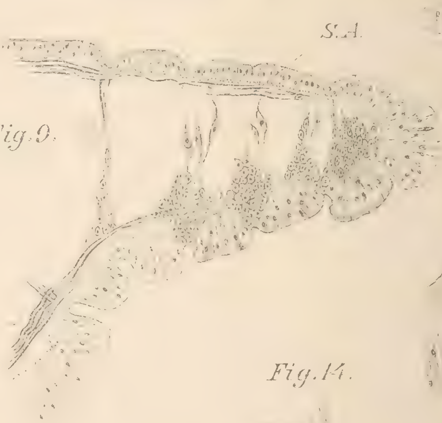
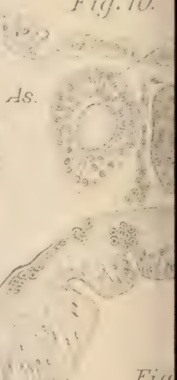


Fig. 10.



Fig

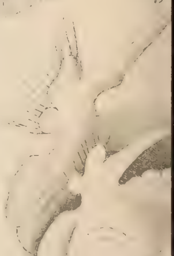


Fig. 14.

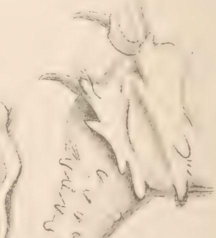


Fig. 13.

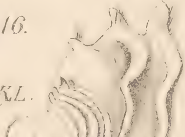


Fig. 16.

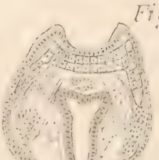
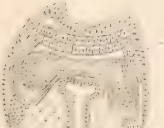


Fig. 17.



Nusbaum gez.

Wilhelm

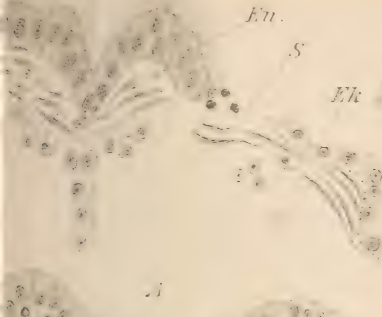
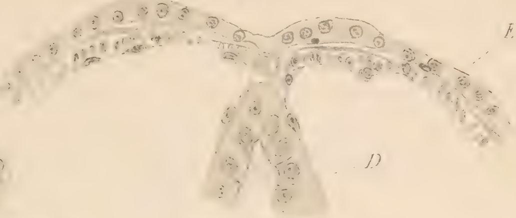


Fig. 3.



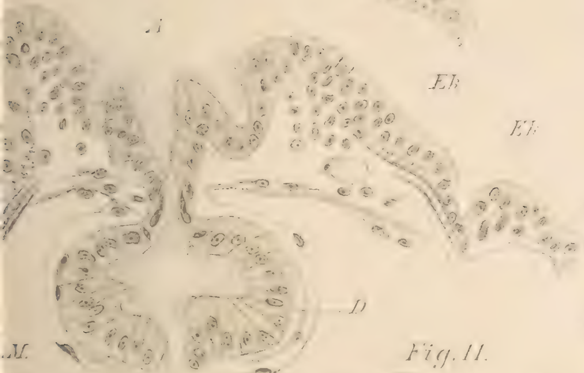


Fig. 8.

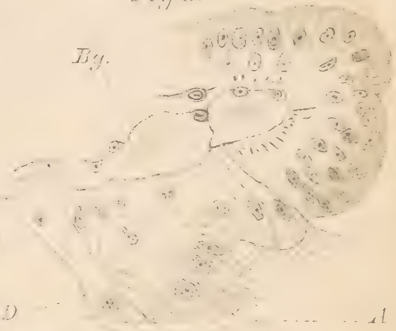
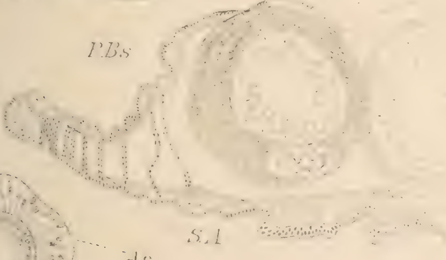


Fig. 11.



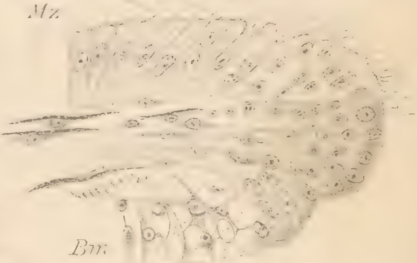
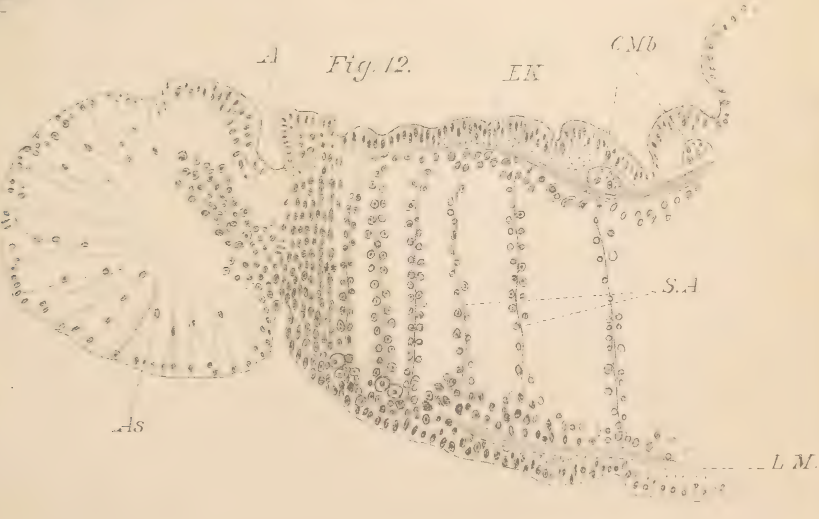
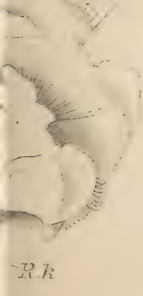


Fig. 12.


A
EK
CMb
S.A
As
L M.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.

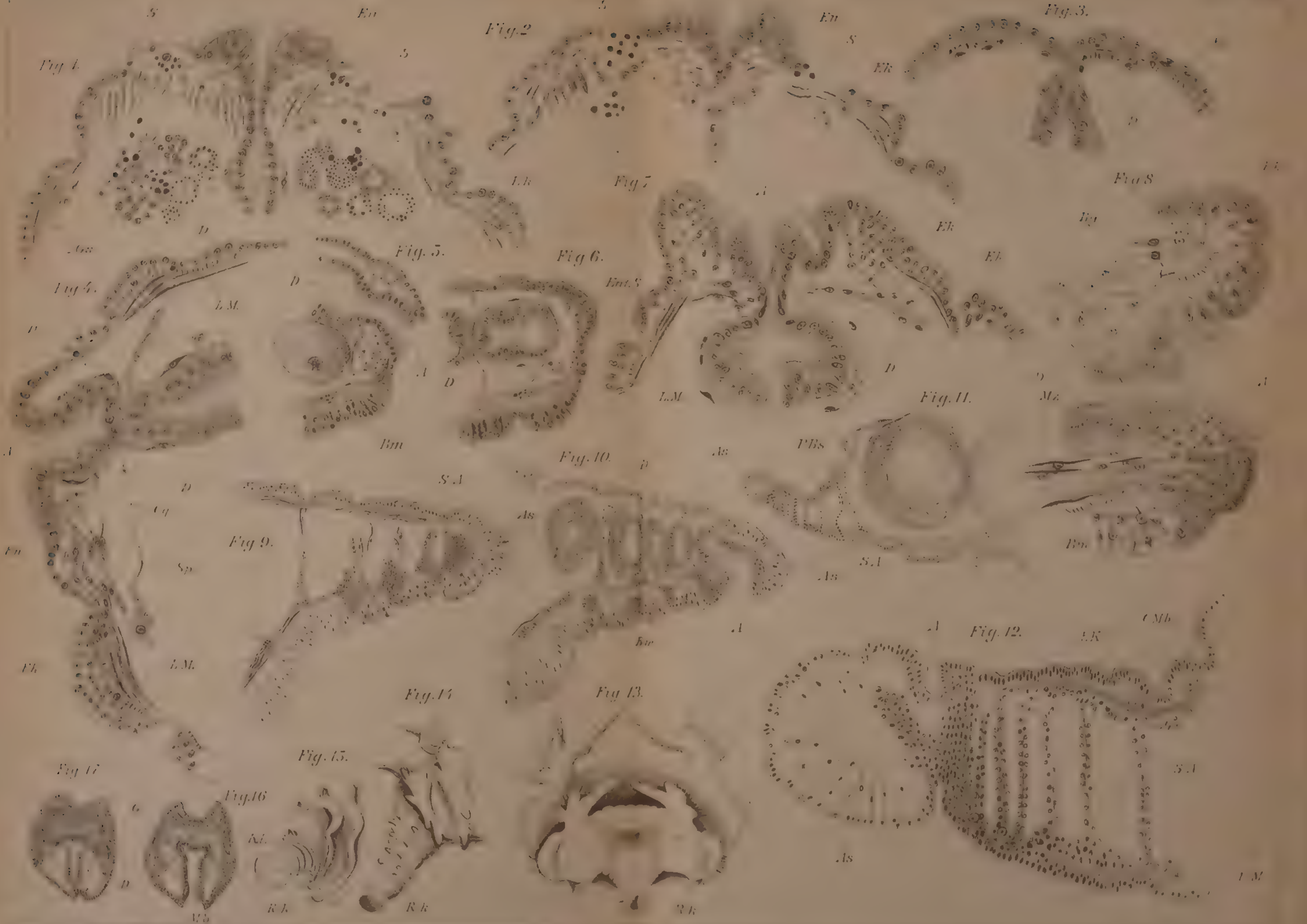


Fig. 1.
Fig. 2
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14
Fig. 15.
Fig. 16
Fig. 17
S
En
Ek
D
Gm
L.M.
P
A
Ent.S
Bm
Cg
Sp
S.A
As
PBs
Mz
Eg
CMb
LK
Kl.
Rk
Mb

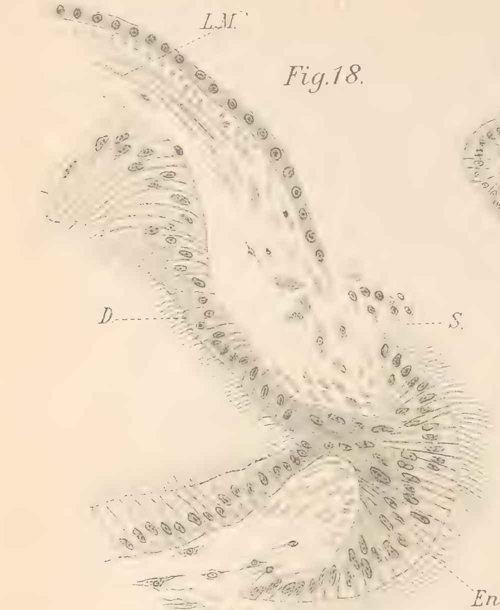


Fig. 18.

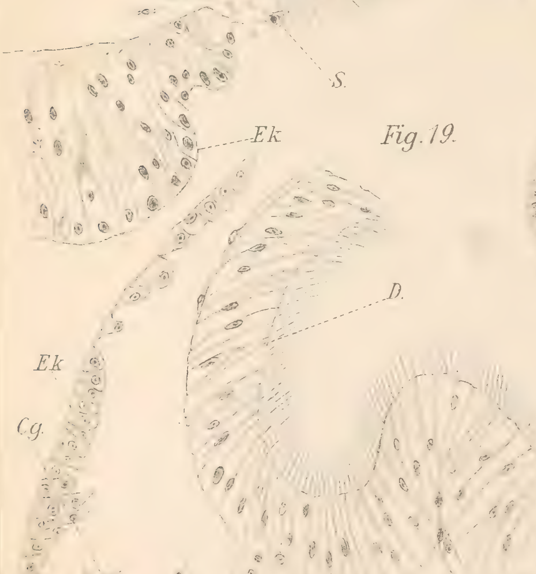


Fig. 19.
Ek
D.
Ek
Cg.
M.O.
Ek.

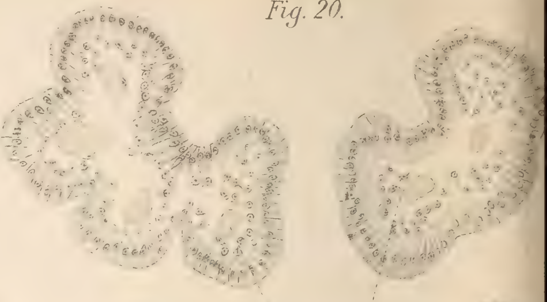


Fig. 20.

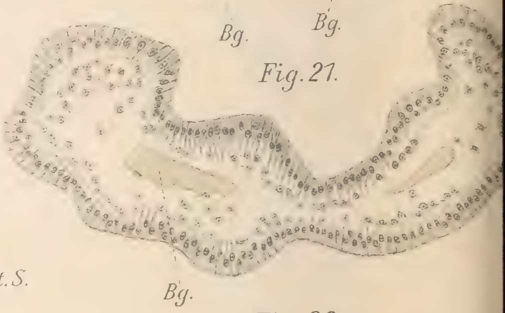


Fig. 21.

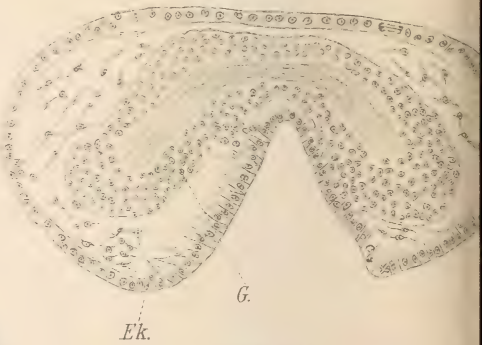


Fig. 22.

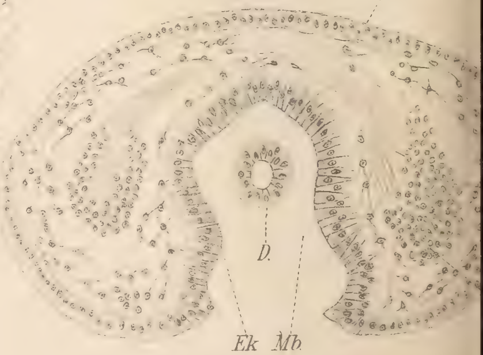
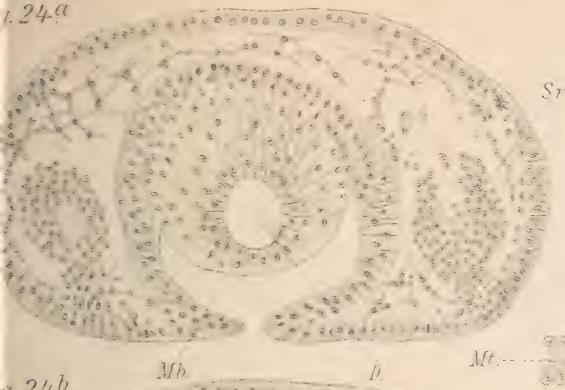


Fig 23.

Verlag v. Wilh

. 24^{a}



g. 24^{b}

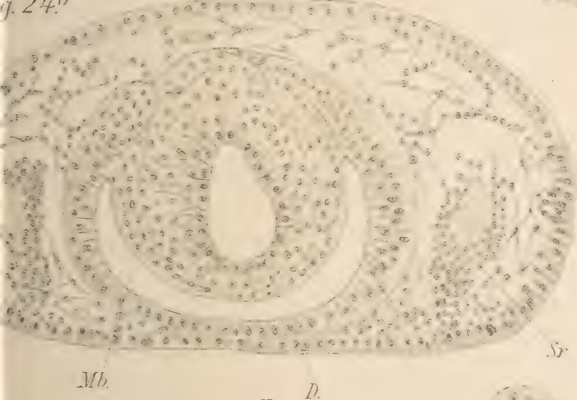


Fig. 26.

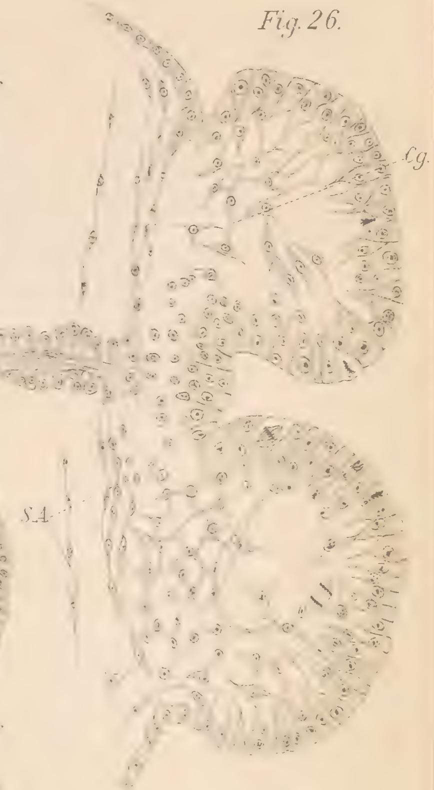


Fig 25.

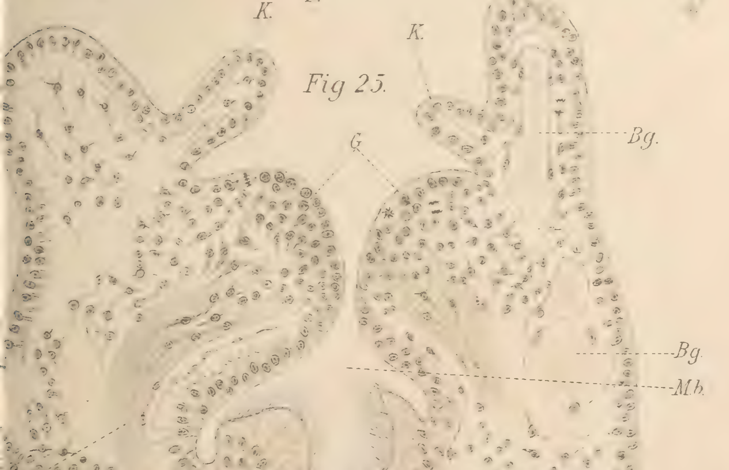

K.
K.
G
Bg.
Bg.
Mb.
D.
S.A.

Fig 26^{a}

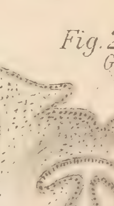
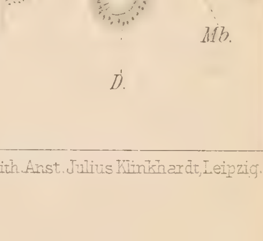


Fig. 27.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

nn. Leipzig.

Fig. 18.

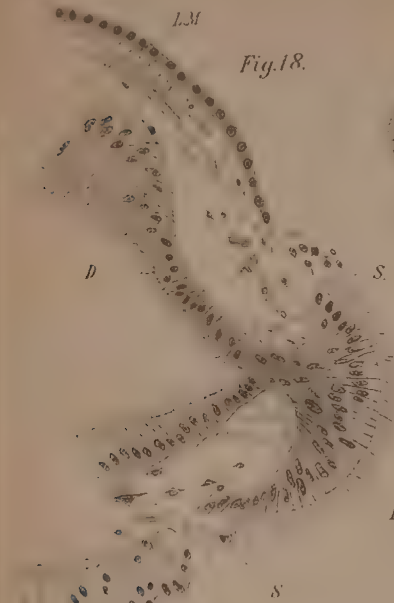


Fig. 19.

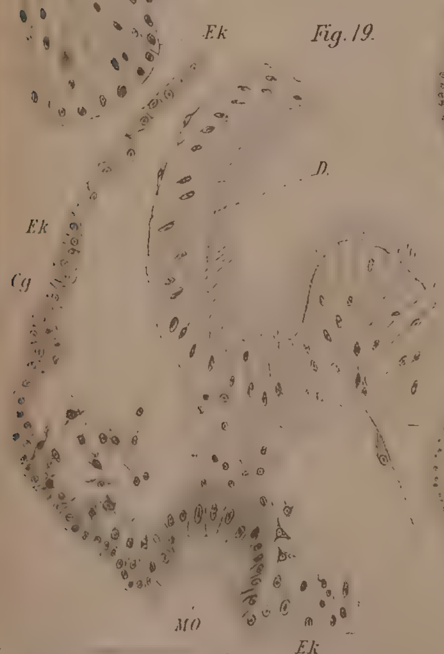

Ek
D.
Ek
Cg
MO
Ek

Fig. 20.

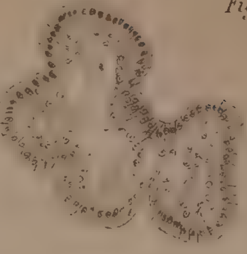


Fig. 21.

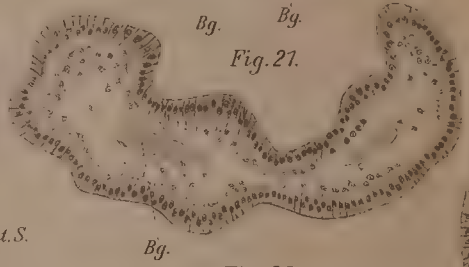


Fig. 22.

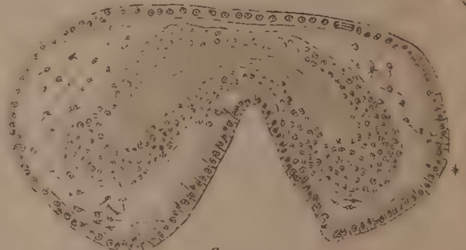


Fig. 23.

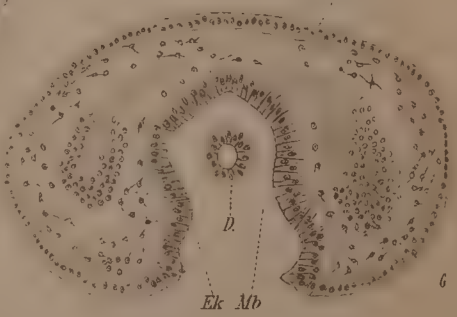


Fig. 24.a

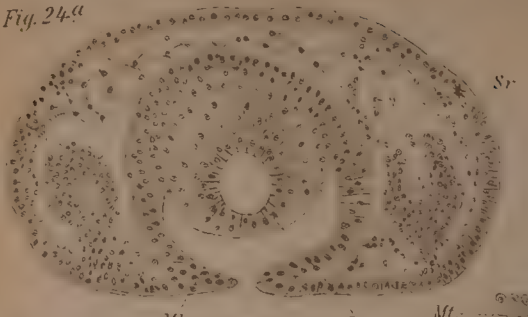


Fig. 24.b

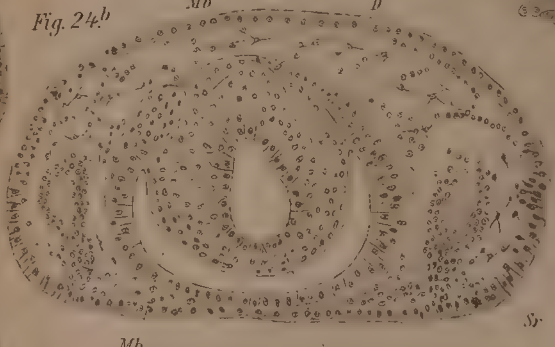


Fig. 25.

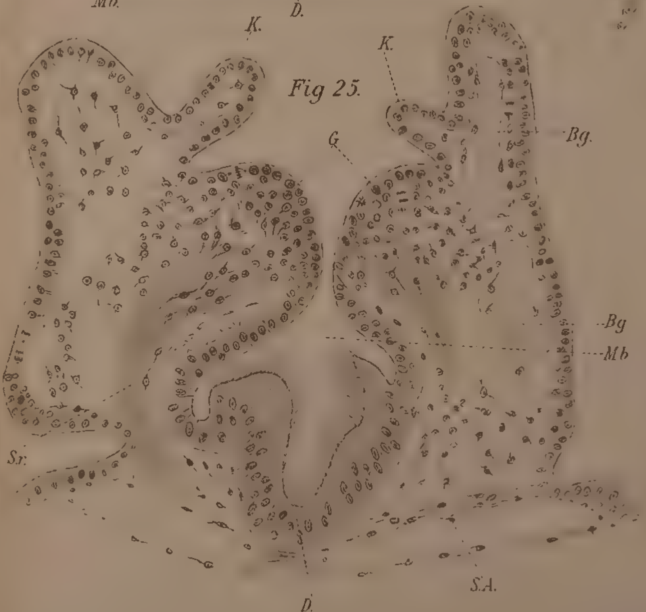

K.
K.
G.
Bg.
Bg
Mb
Sr.
D.
S.A.

Fig. 26.

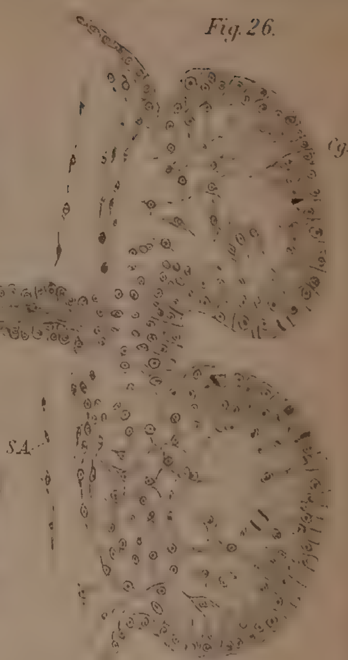


Fig 26a

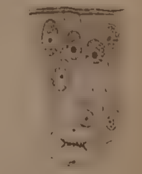
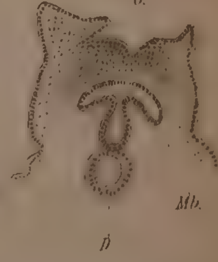


Fig. 27.



J. Nusbaum gez.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 28.

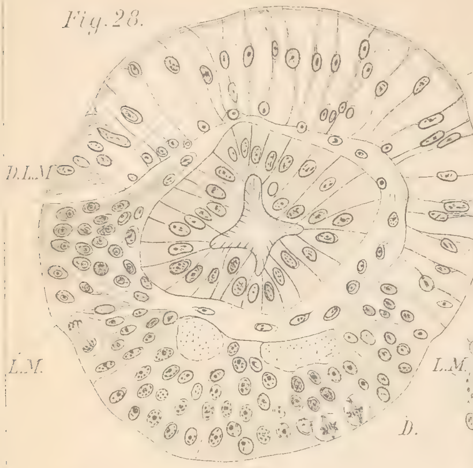


Fig. 29.

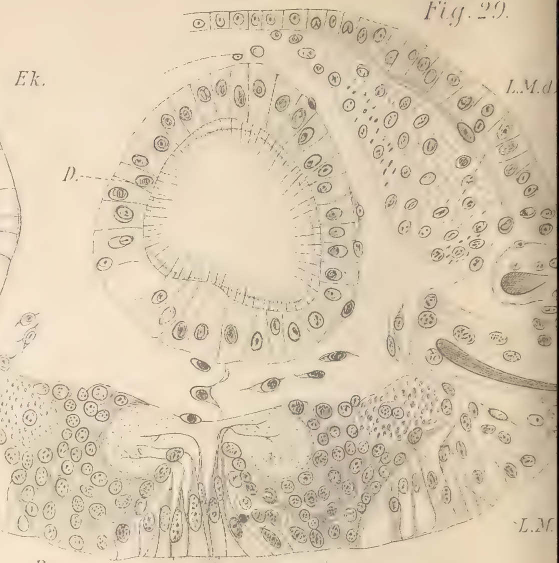
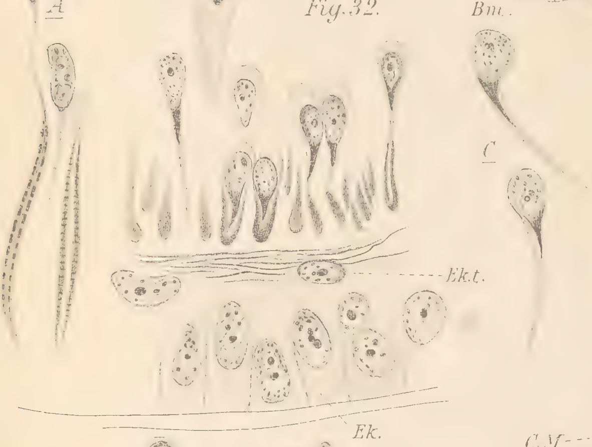

L.M.d
D.
L.M.
L.M.
Bm.

Fig. 32.


Bm.
B
A
Bm.
C
Ek.t.
Ek.

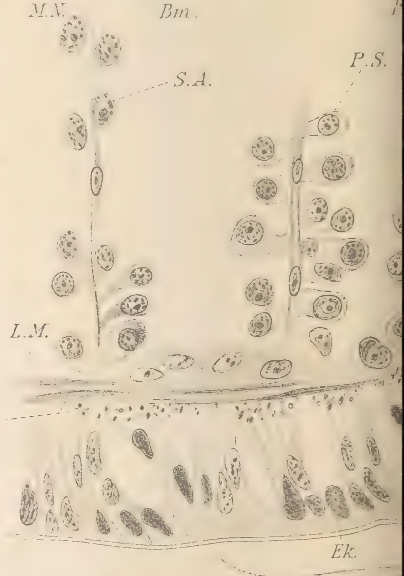

M.N.
S.A.
P.S.
L.M.
C.M.
Ek.

Fig. 33.

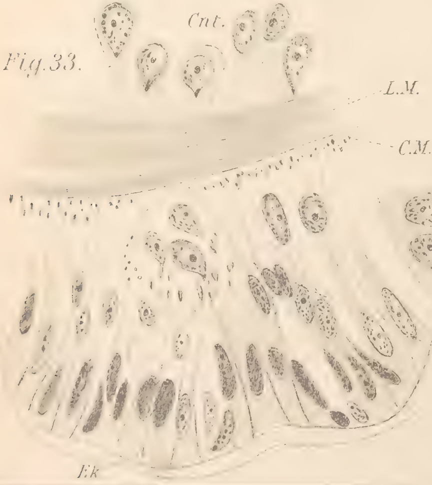
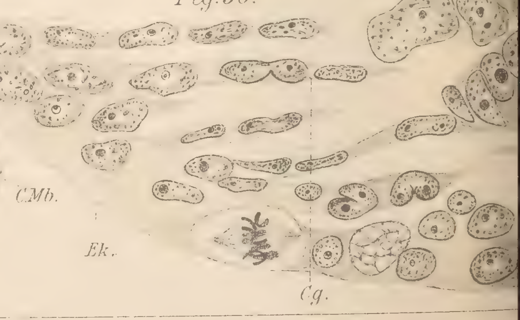

Cnt.
L.M.
C.M.
CMb.
Ek

Fig. 36.



Verlag von Wilhel

Fig. 30.

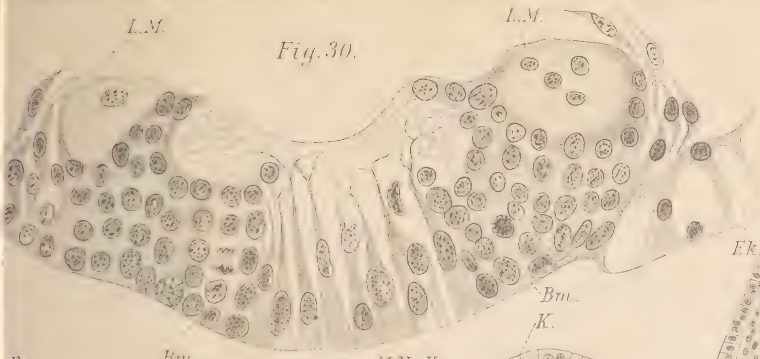


Fig. 31.

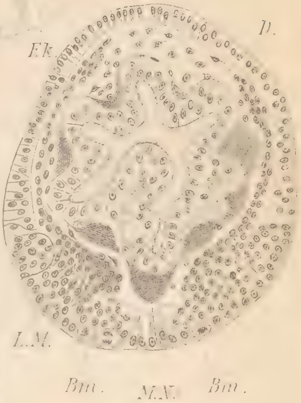
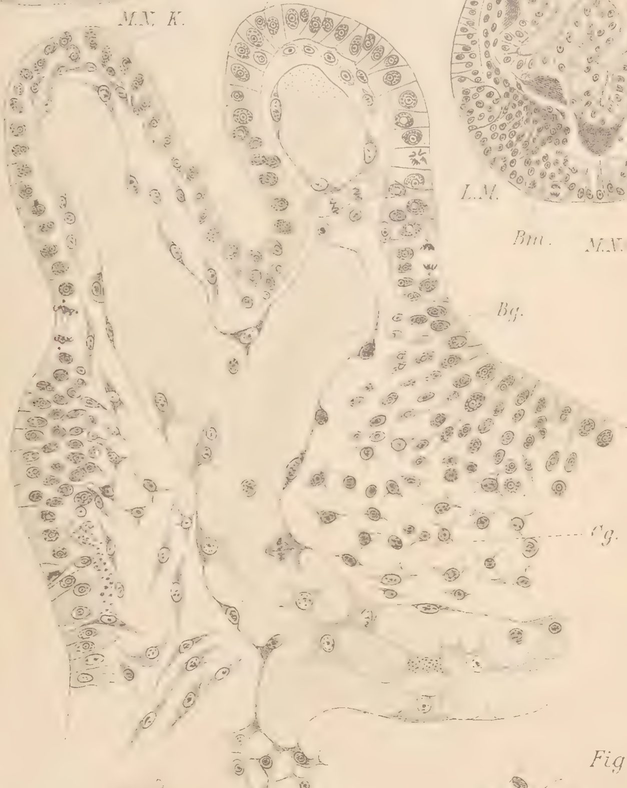
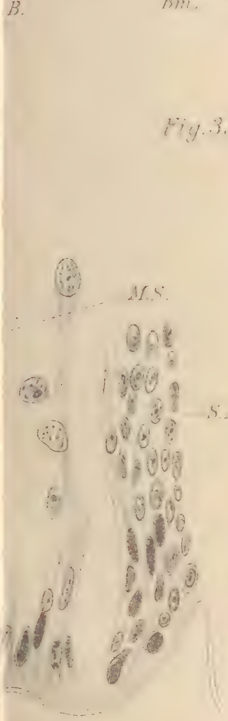

D.
Ek.
L.M.
Bm.
M.N.
Bm.

Fig. 35.





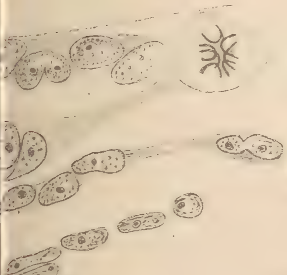


Fig. 37

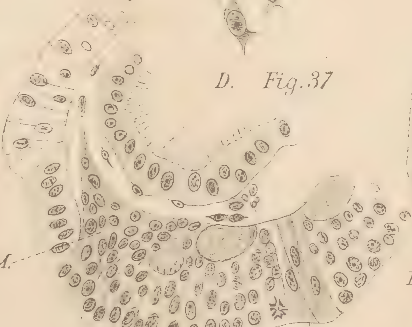
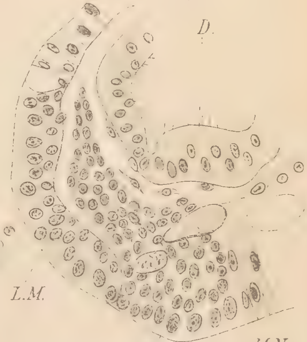


Fig. 38.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipz.

nn in Leipzig.

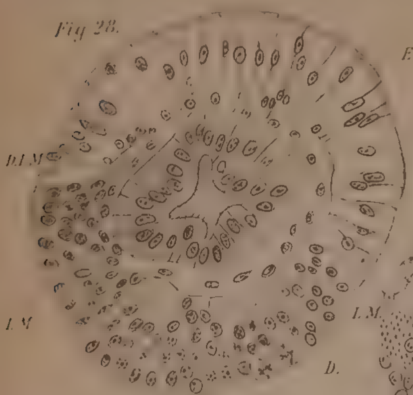


Fig. 28.

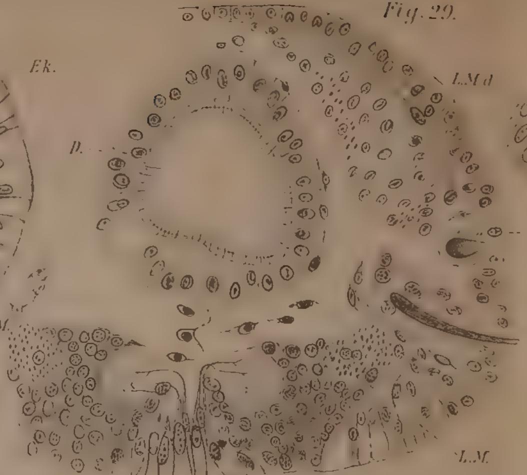


Fig. 29.
L.M.d
D.
B.C.
B
L.M.
L.M.

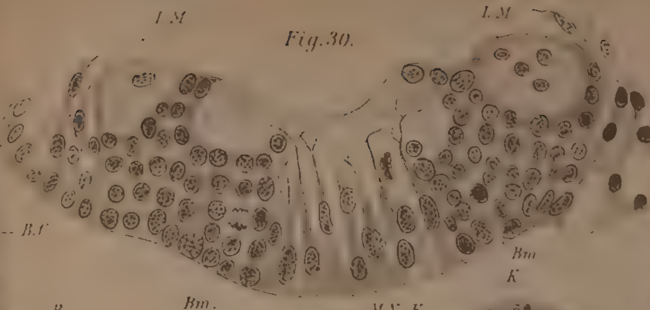


Fig. 30.

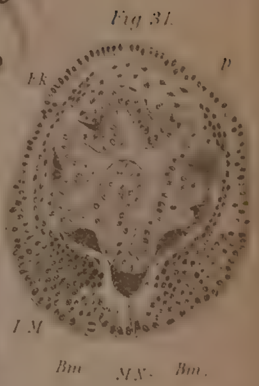


Fig. 31.
Ek
P
L.M
Bm
M.N.
Bm.

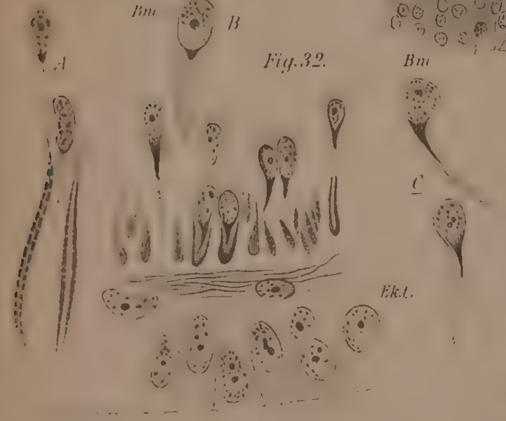


Fig. 32.
A
Bm
B
Bm
C
Ek.L.

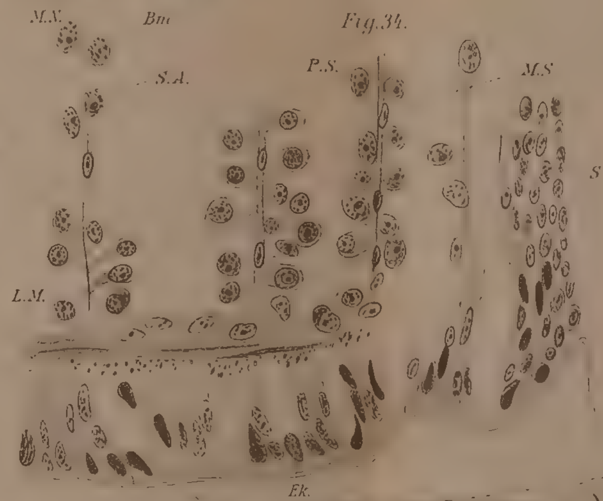


Fig. 34.
M.N.
Bm
S.A.
P.S.
M.S
S.A.
L.M.
C.M
Ek.

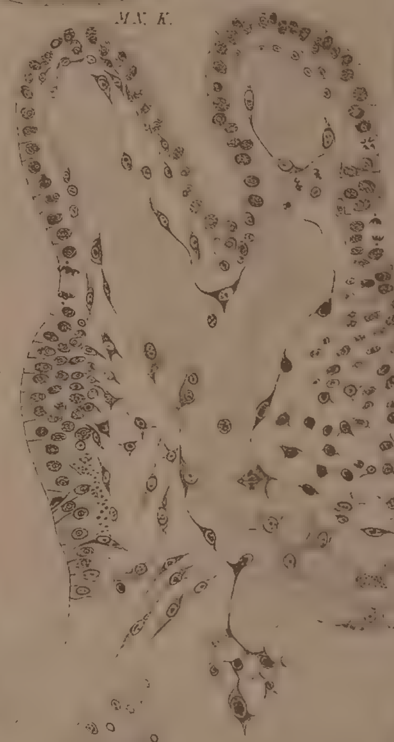


Fig. 35.

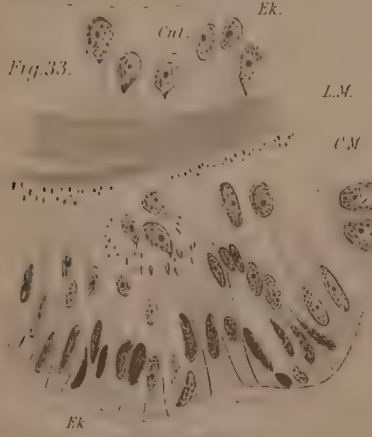


Fig. 33.
Ek.
Cut.
L.M.
CM
CMb.
Ek

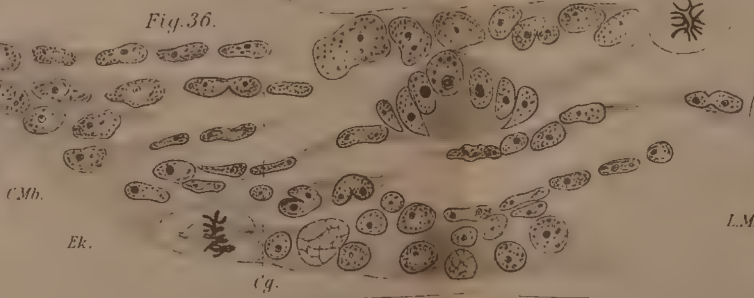


Fig. 36.

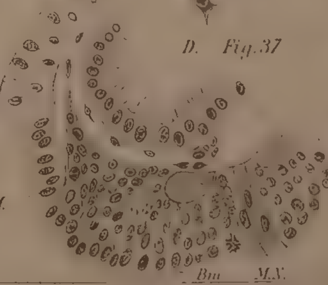


Fig. 37

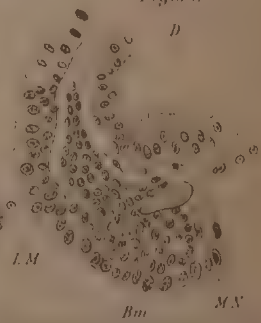


Fig. 38.

Fig. 39.

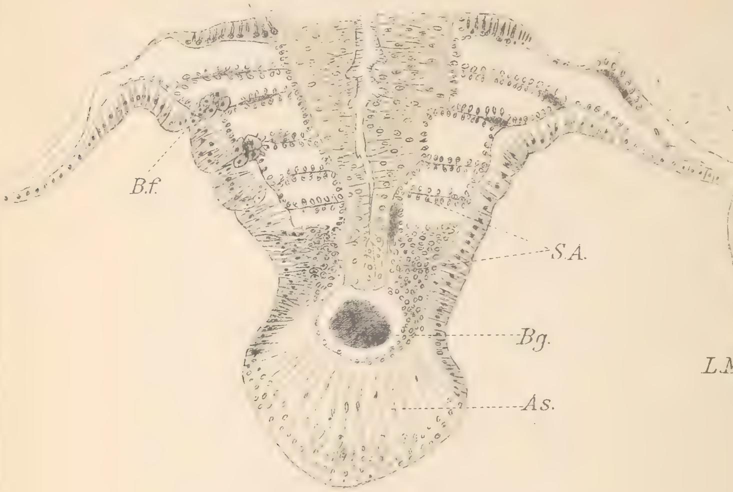


Fig. 4

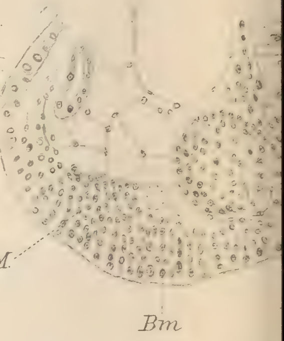


Fig. 44.

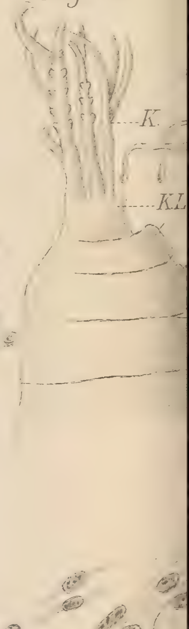
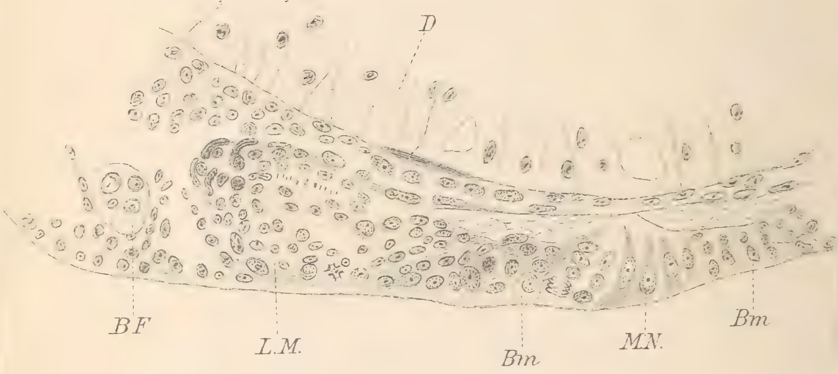


Fig. 42.


D
BF
L.M.
Bm
MN.
Bm

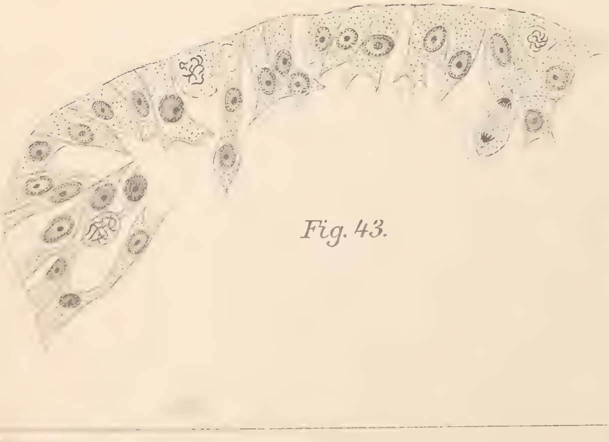
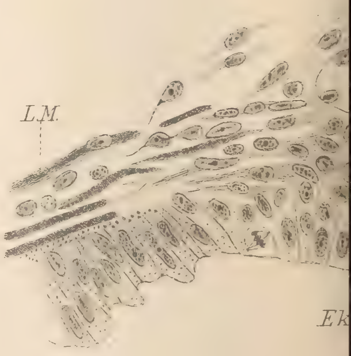


Fig. 43.



Verlag von Wilhe

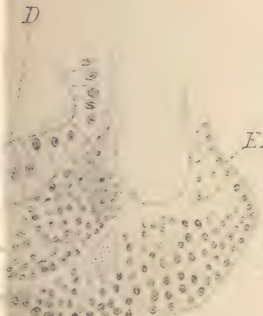


Fig. 41.

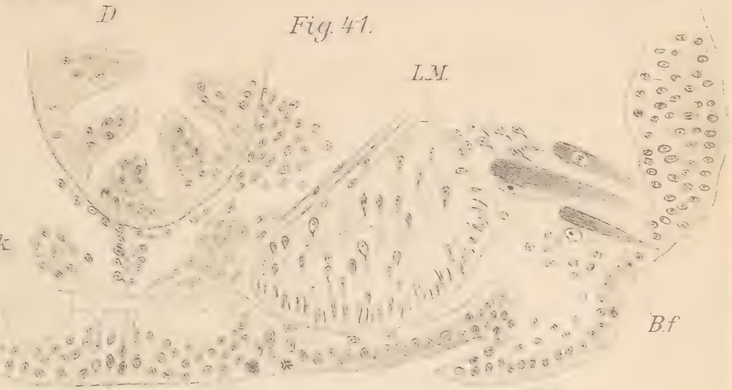


Fig. 46.

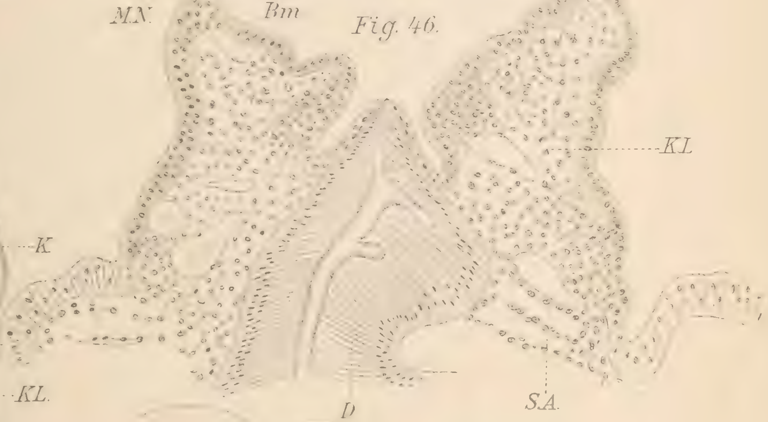


Fig. 45.

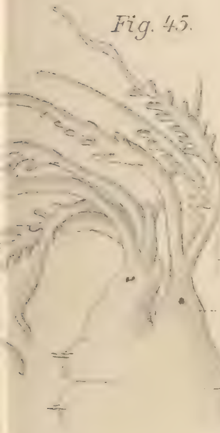


Fig. 48.

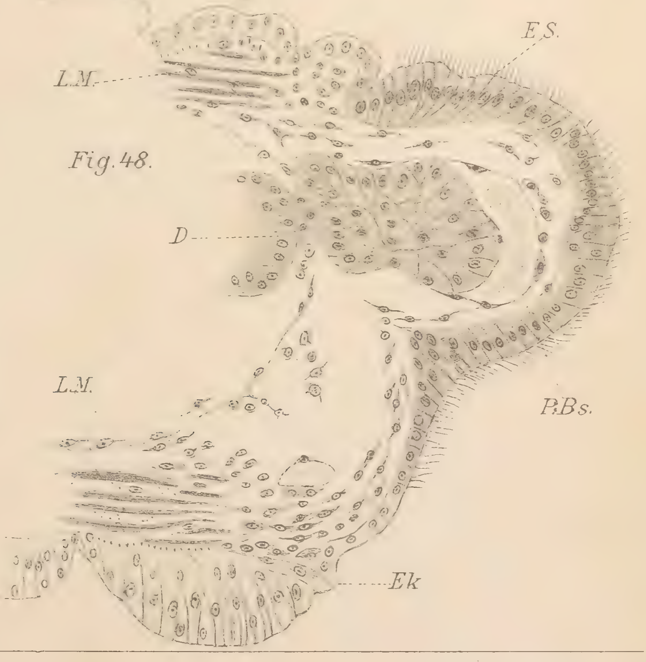
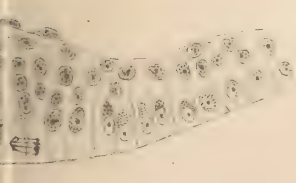

D
E.S.
L.M.
D
L.M.
P.Bs.
Ek

Fig. 47.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

ann in Leipzig.

Fig. 39

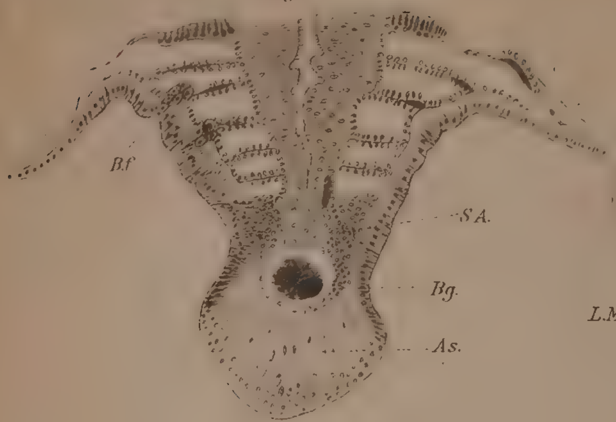


Fig. 40

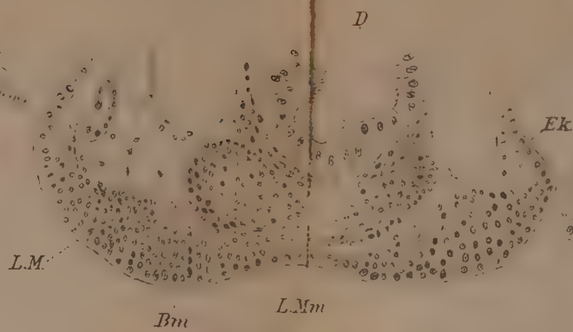

D
Ek
L.M.
L.Mm
Bm

Fig. 41.

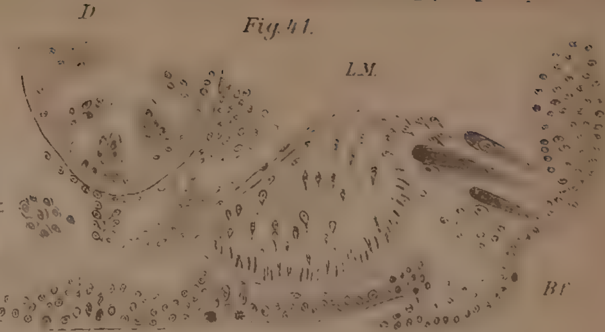


Fig. 46.

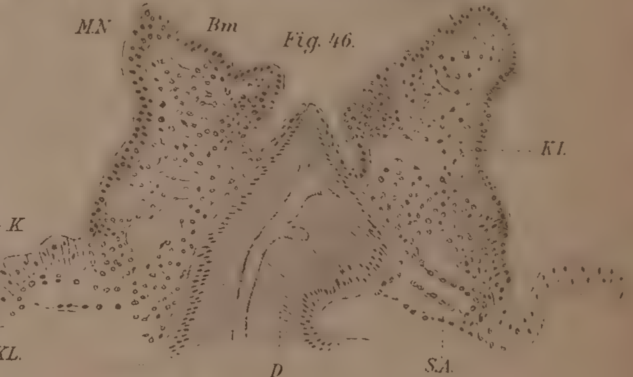


Fig. 42.

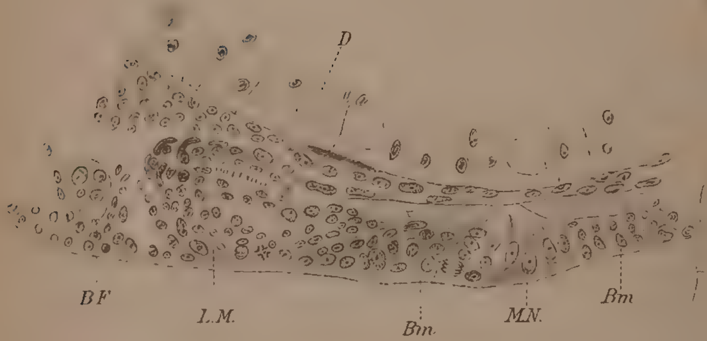

D
BF
L.M.
Bm.
MN.
Bm

Fig. 44.

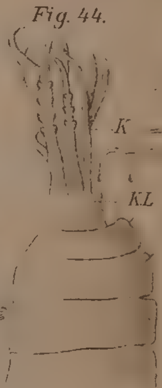
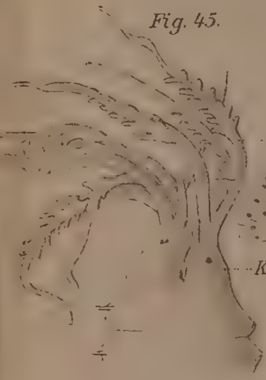


Fig. 45.



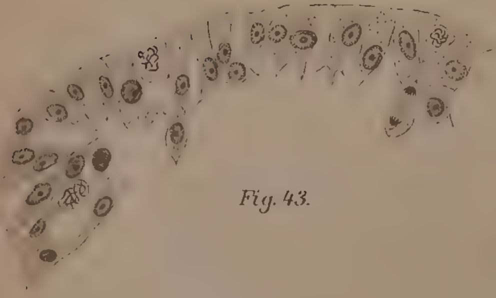


Fig. 43.

Fig. 47.

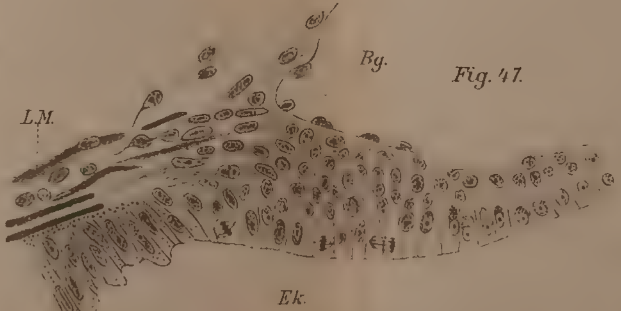
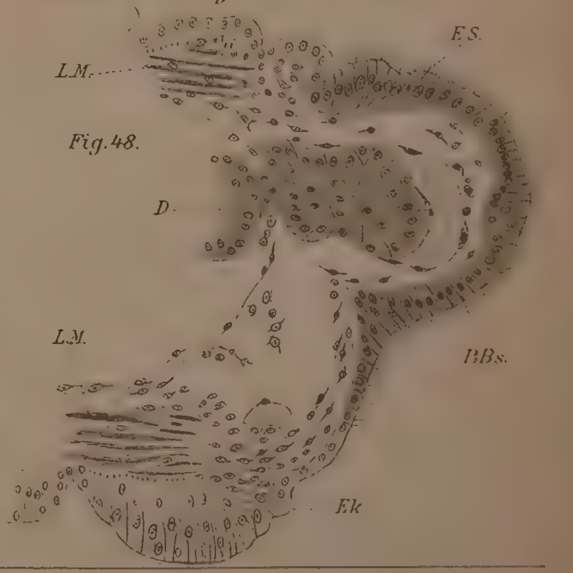


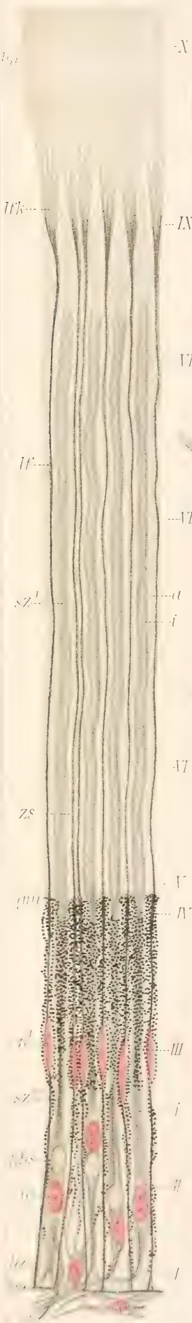
Fig. 48.


D
F.S.
L.M.
D.
L.M.
B.Bs.
Ek

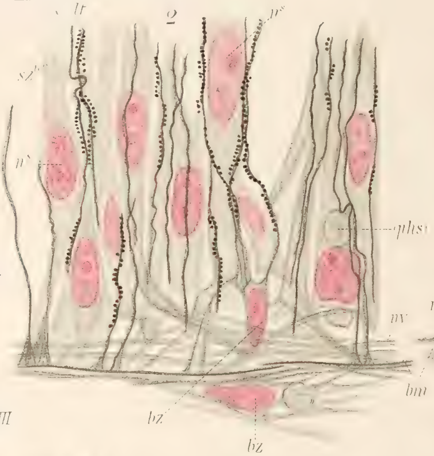
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

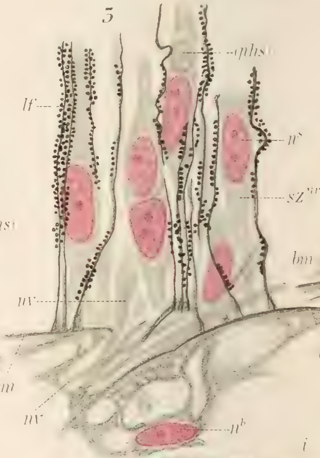
1

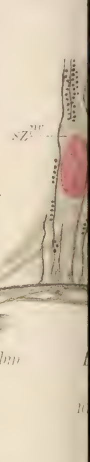

X
lfk
IX
VIII
lf
VII
sz^1
a
i
VI
zs
V
IV
III
sz
i
phs
II
bz
I
bz

2

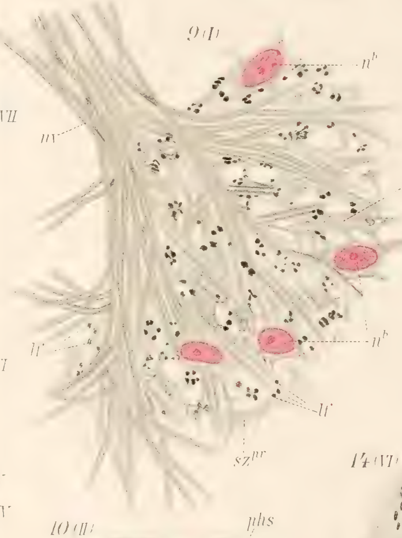

lf
n^s
sz^{nr}
n^s
phs
nv
bz
bz

3

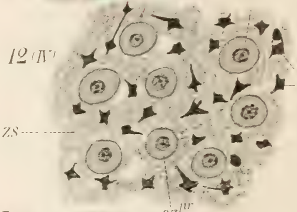

phs
lf
n^s
sz^{nr}
nv
bm
bm
nv
n^b



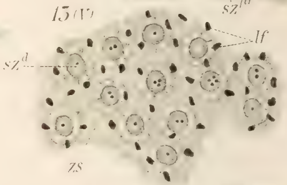
9 (I)


n^b
nv
sz^{nr}
n^b
lf
lf
sz^{nr}

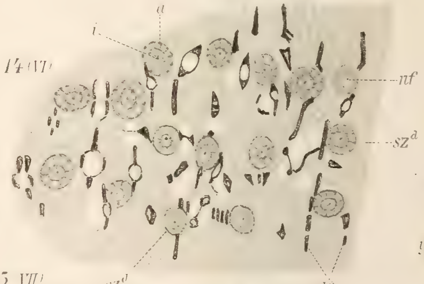
12 (IV)



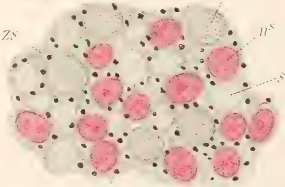
13 (V)



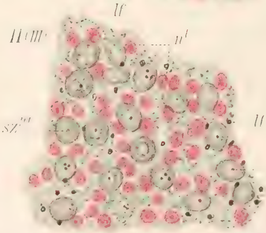
14 (VI)


a
i
nf
sz^d
sz^d
lf

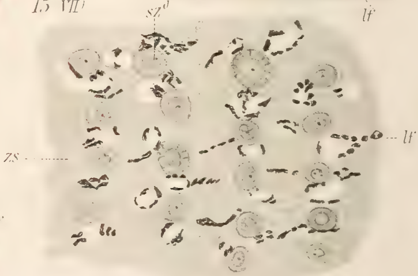
10 (II)

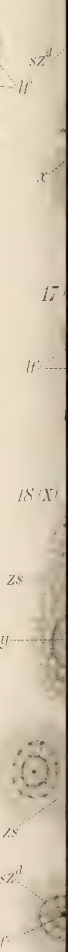

phs
zs
n^s
sz^{nr}
lf

11 (III)

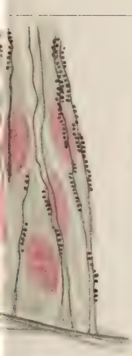

n^l
sz^{nr}
lf
nf

15 (VII)

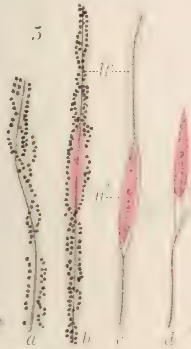



sz^d
lf
x
17
lf
18 (X)
zs
y
zs
sz^d
nf

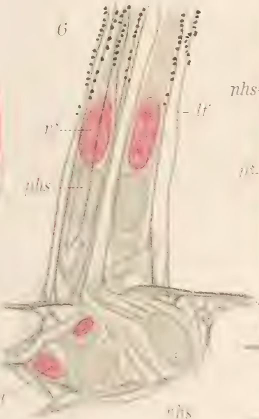
Verlag von



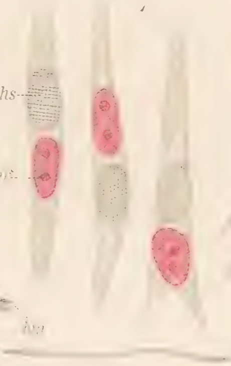
5



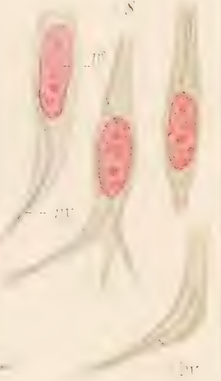
6

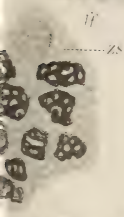

lf
n
nhs
n
nhs

7

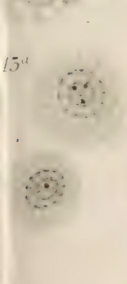


8

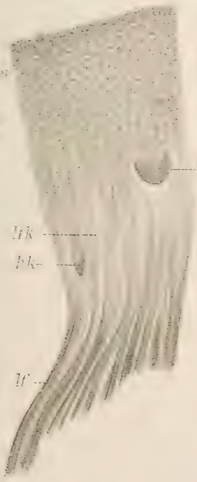




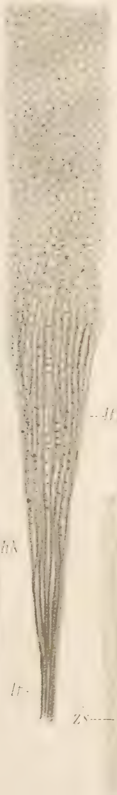
15a



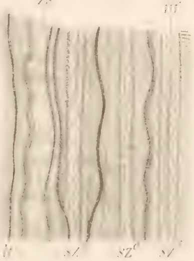
19


bm
hk
ltk
hk
lf

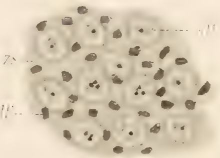
20



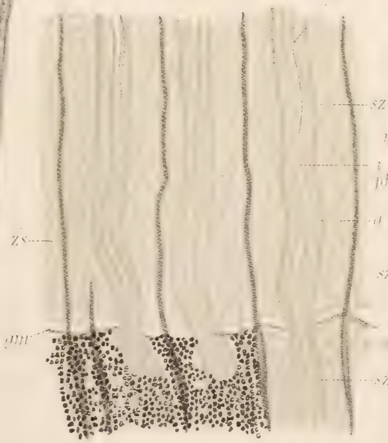
21


zs
n
lf
sz
sz
sz

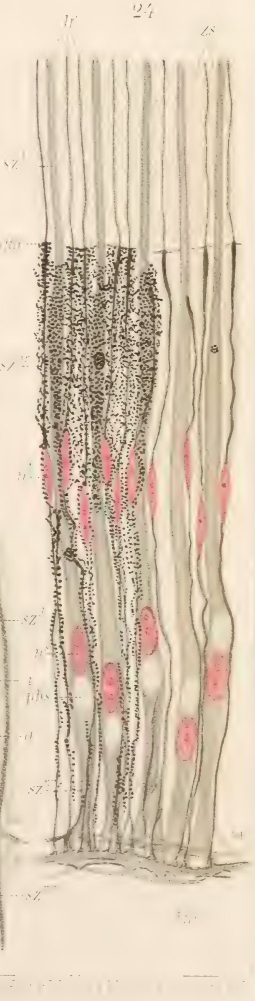
22

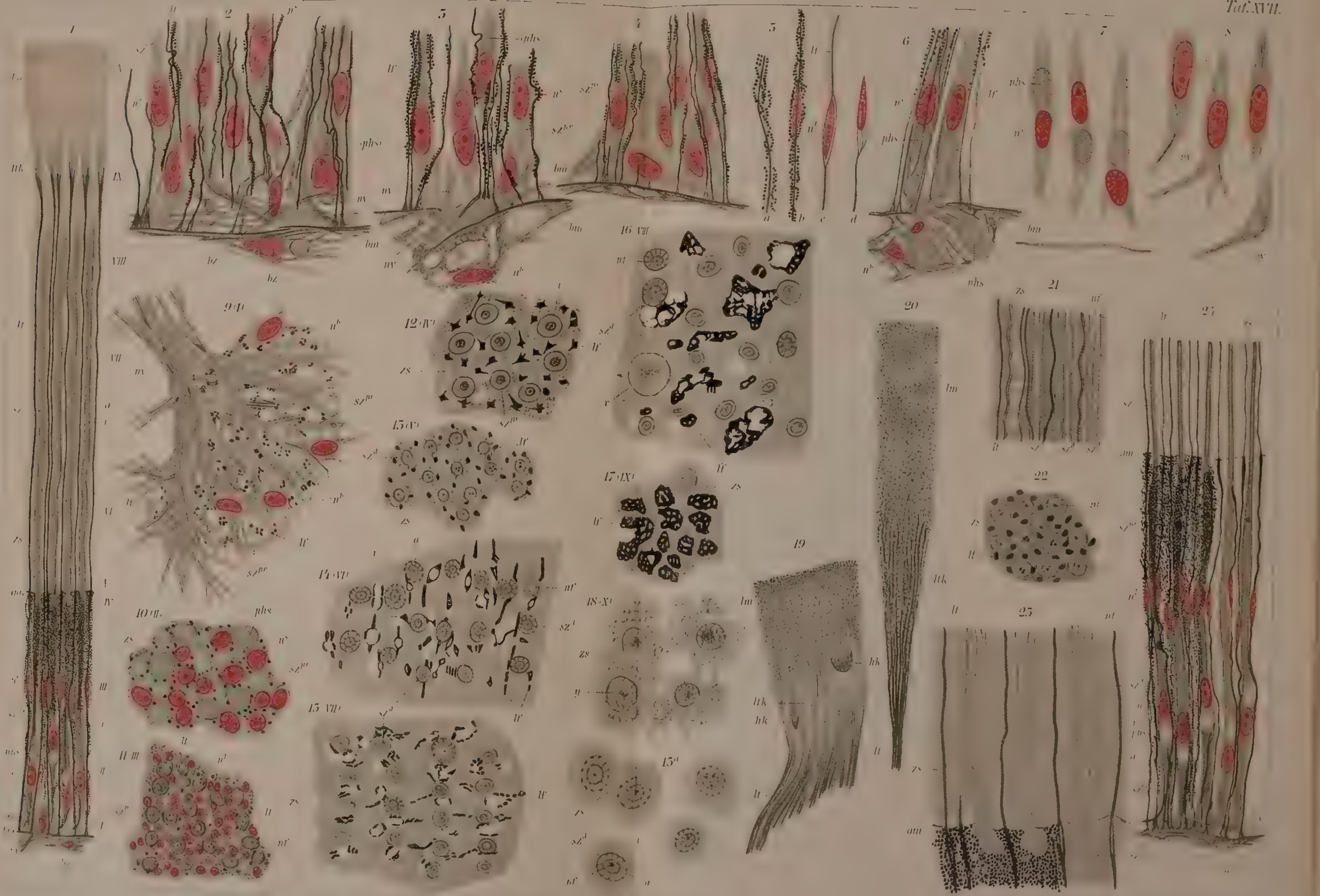


23

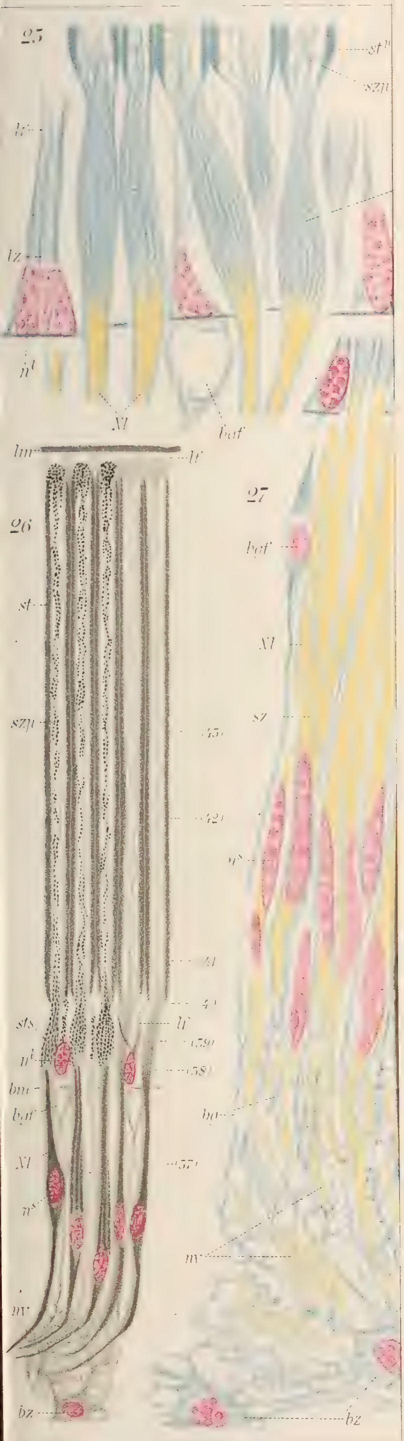

lf
n
sz
t
a
zs
gm
sz

24

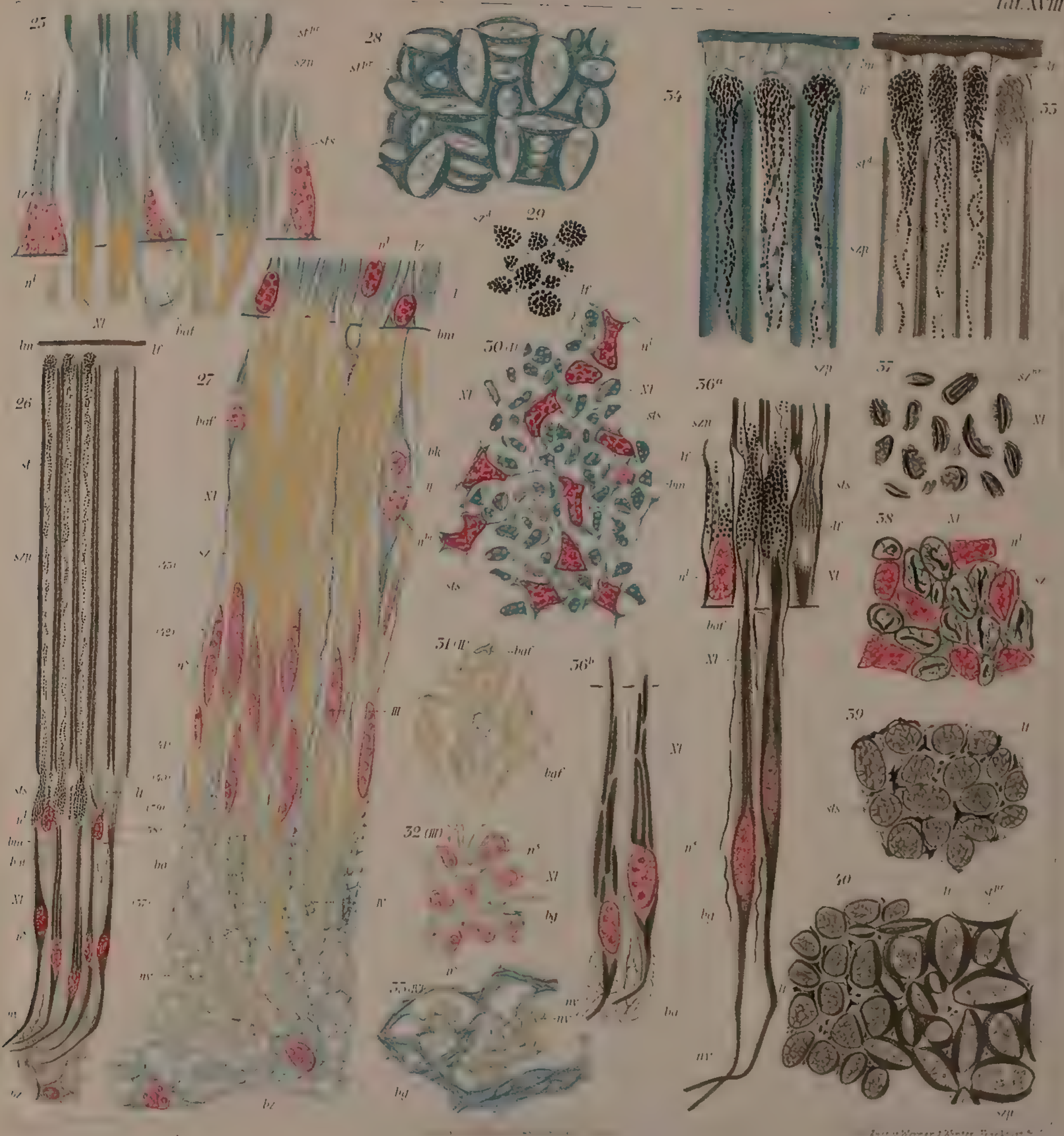

lf
zs
sz
gm
sz
n
n
nhs
sz


1
2
3
4
5
6
7
8
9 (I)
10 (II)
11 (III)
12 (IV)
13 (V)
13a
14 (VI)
15 (VII)
16 (VIII)
17 (IX)
18 (X)
19
20
21
22
23
lt
n
nf
nb
phs
bm
bz
mv
zs
sz
am
hk
ltk
a
b
c
d
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X

Verlag von [illegible]

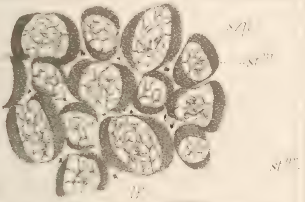

25
st''
szn
lr
lz
n¹
Xl
baf
bm
lf
26
st
szp
(43)
(42)
41
40
sts.
lf
(39)
n¹
(38)
bm
baf
Xl
(37)
n^s
nv
bz
27
baf
Xl
sz
n^s
bg
nv
bz

H. Merton gez.

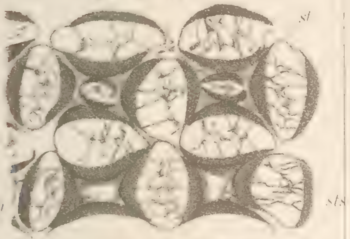

25
stbr
szn
lz
sts
nl
Nl
baf
26
bm
lf
st
szp
sts
bm
bn
Nl
nz
bz
27
baf
Nl
bk
nbr
sts
bm
bn
mv
bz
28
stbr
29
szd
lf
30 (II)
Nl
sts
bm
nl
31 (II)
baf
32 (III)
nz
Nl
bg
33 (IV)
bg
34
lf
std
szp
35
lt
36a
szn
lf
bm
sts
nl
baf
Nl
bg
mv
36b
Nl
nz
mv
bn
37
szbr
Nl
38
Nl
nl
sz
39
lt
sts
40
lt
stbr
szp

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

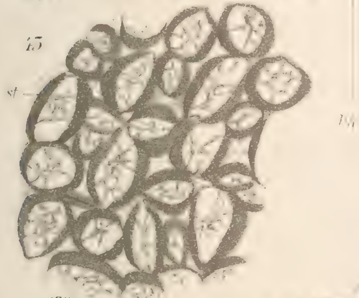
41

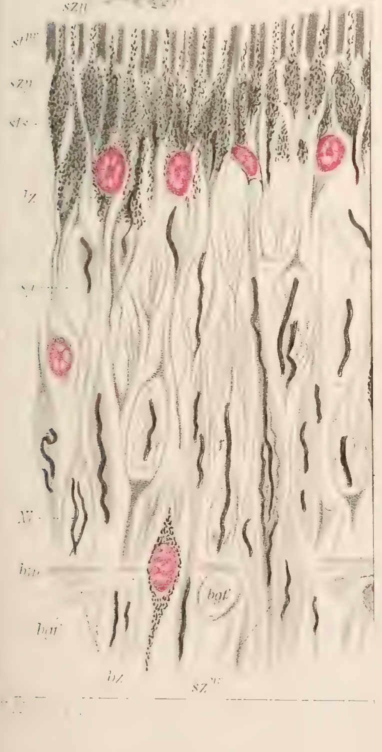


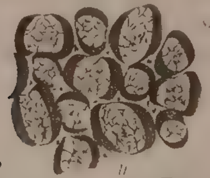
42

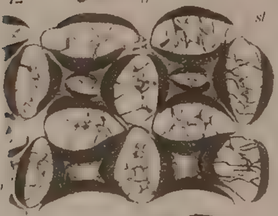


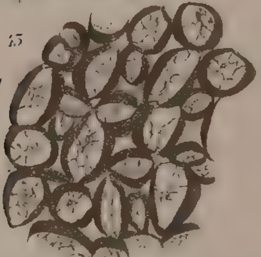
43

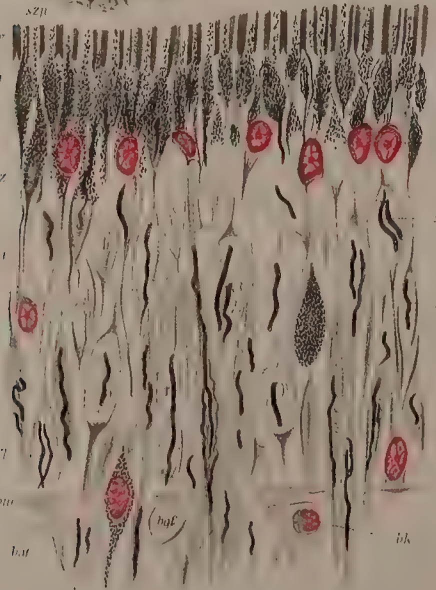


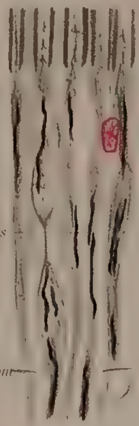

szn
st'''
szn
sts
bz
st
Nf
bm
bgf
bgf
bz
sz'''

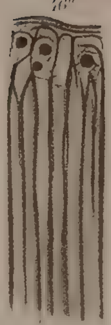

41
szp
st

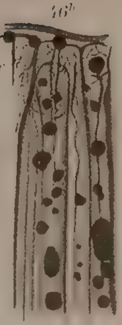

42
lt
st
szp
sts

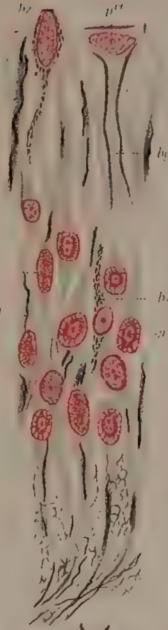

43
st
szp

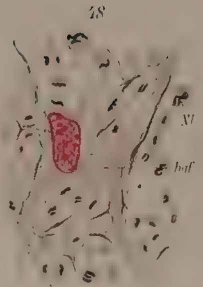

44
st
szp
sts
lz
n
sp
Nl
bm
bgf
bz
bk

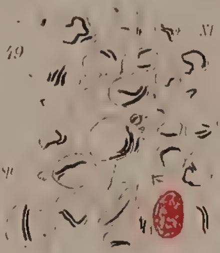

45
st
lt
n
Nl
sts
bm
bgf

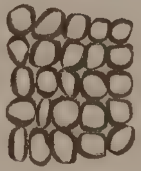

46a
lf
st

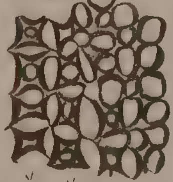

46b
lf

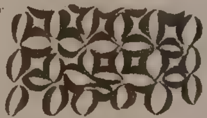

47
bz
bm
bgf
bz
Nl

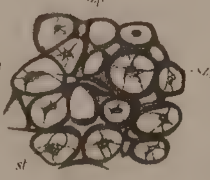

48
Nl
bgf
Nl

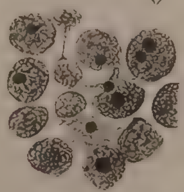

49
Nl
sp

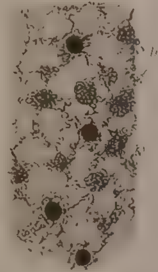

50a
st

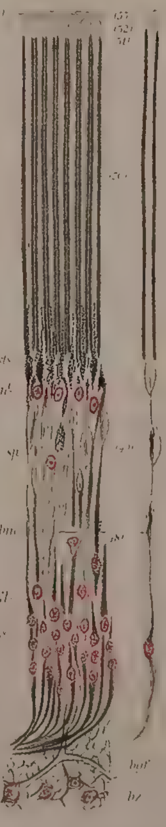

50b
st
st


50c

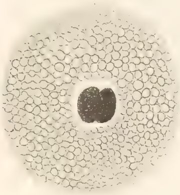

51
szp
szp
st


52

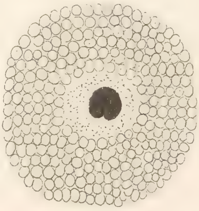

53
bp


54
bm
sts
n
sp
bm
Nl
n
bgf
bz

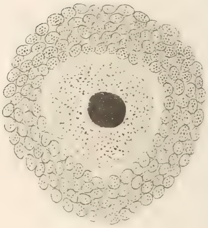
1



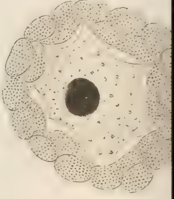
2



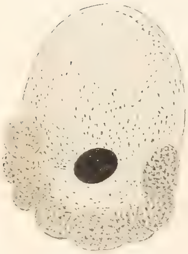
3



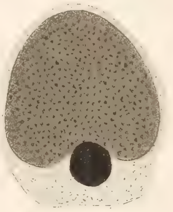
4



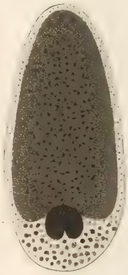
9



10



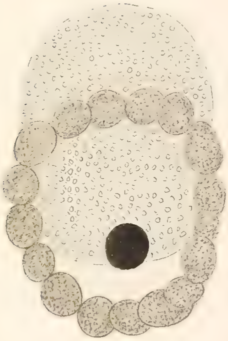
11



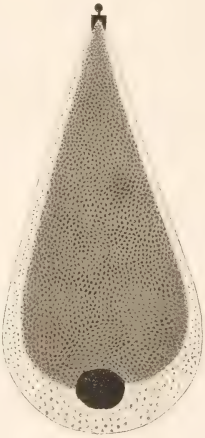
12

13

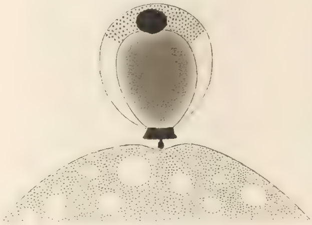
23



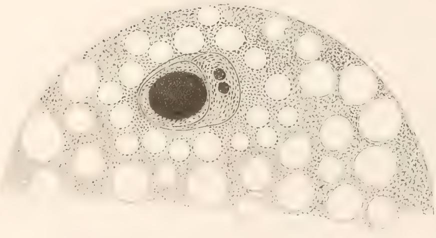
24



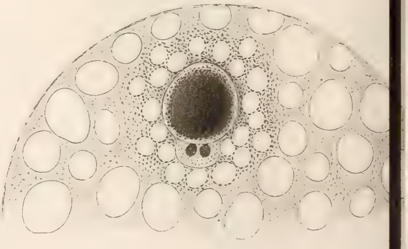
25



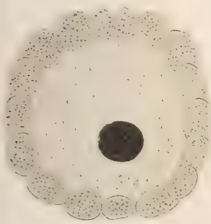
28



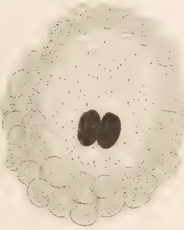
29



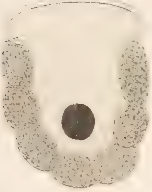
5



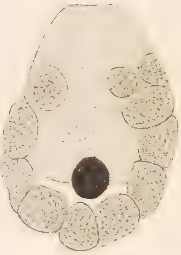
6



7



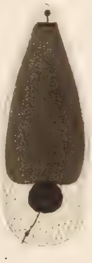
8



14

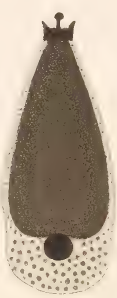
16

18

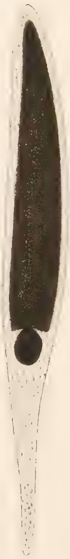


19

21

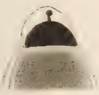


22



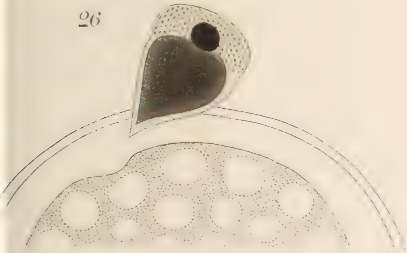
15

17

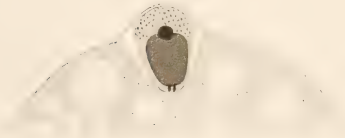


20

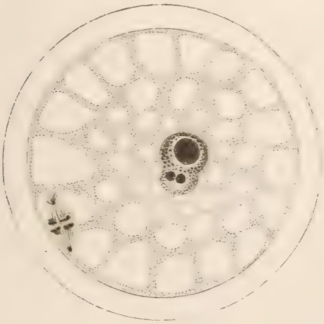
26



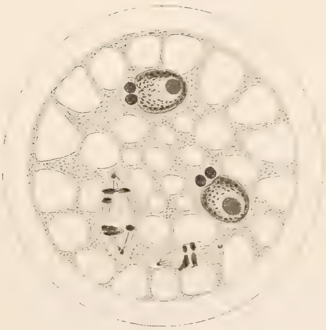
27



50

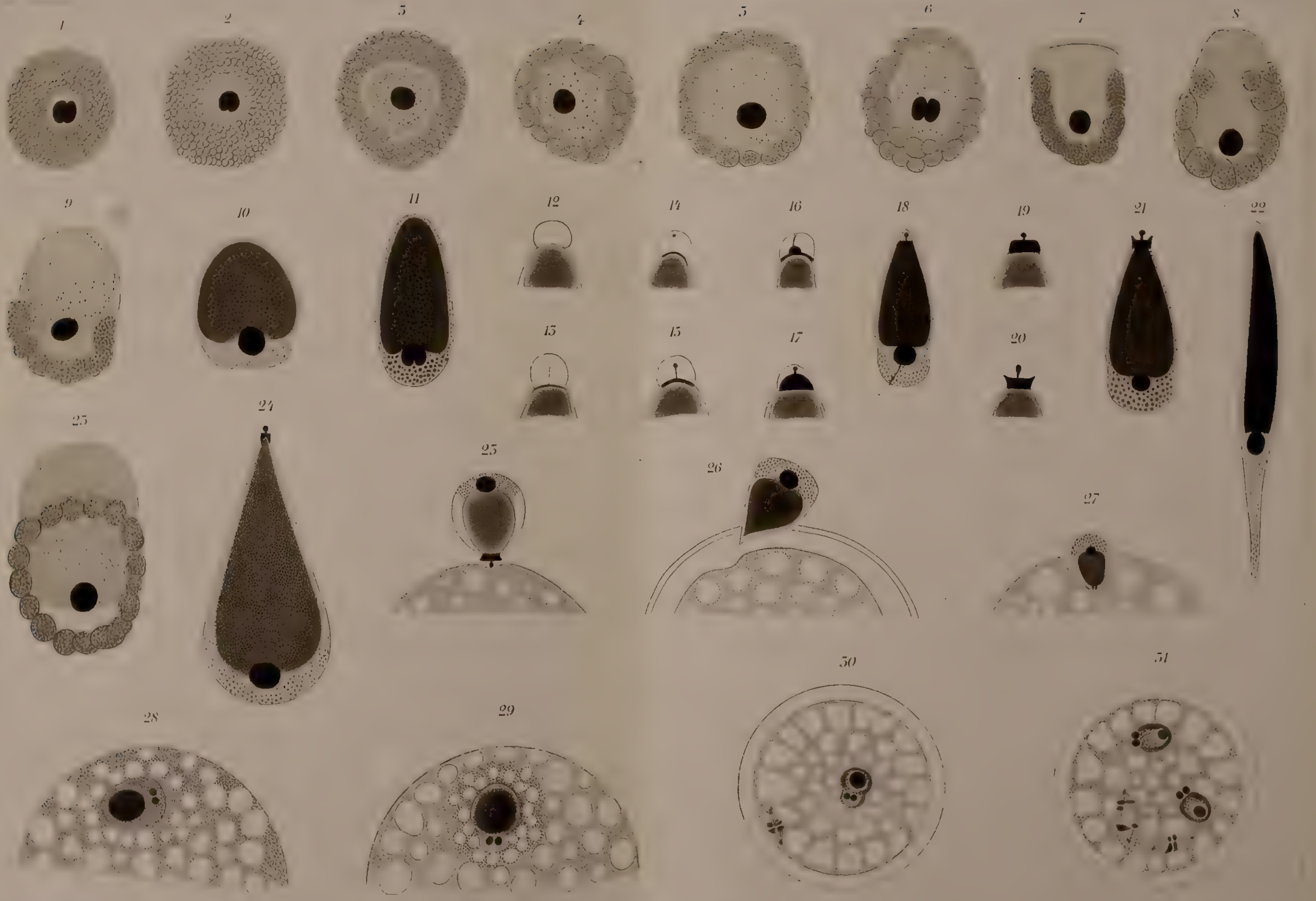


51

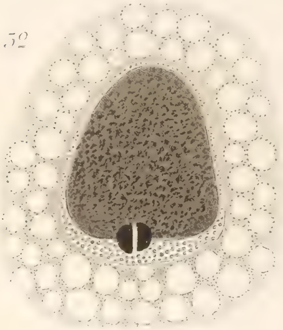


[illegible]

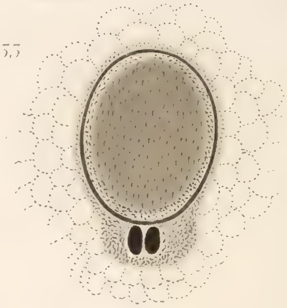
[illegible]


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31

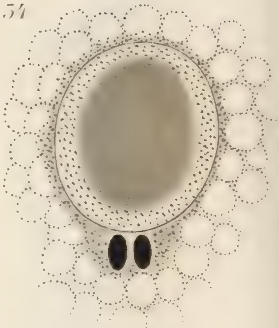
32



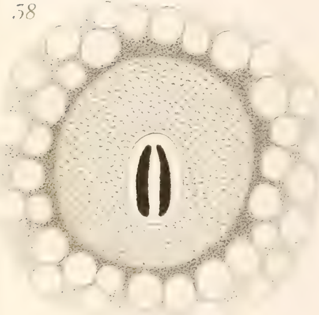
33



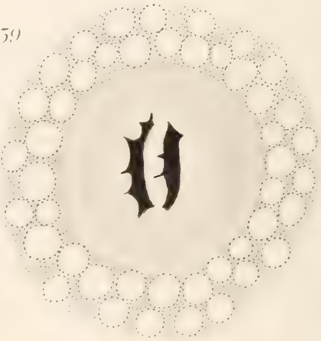
34



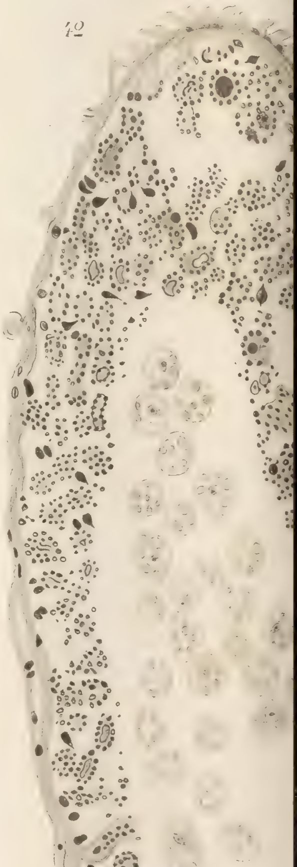
38



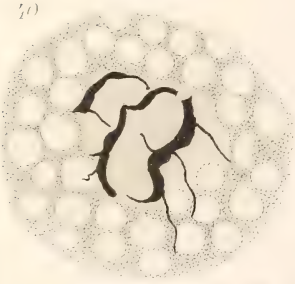
39



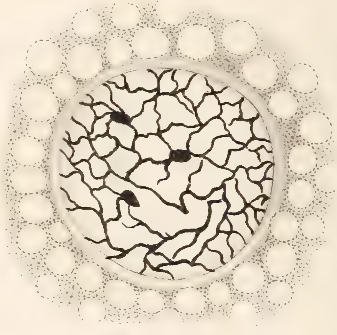
42



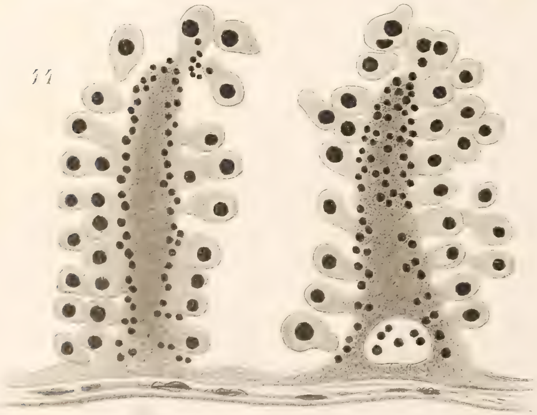
40

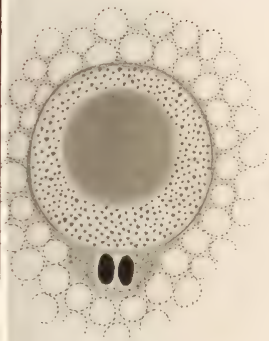


41

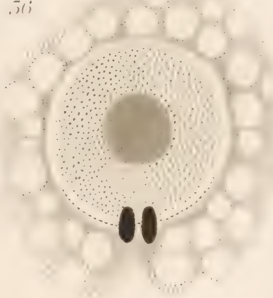


44

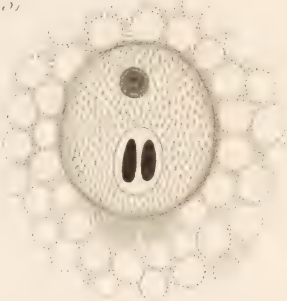




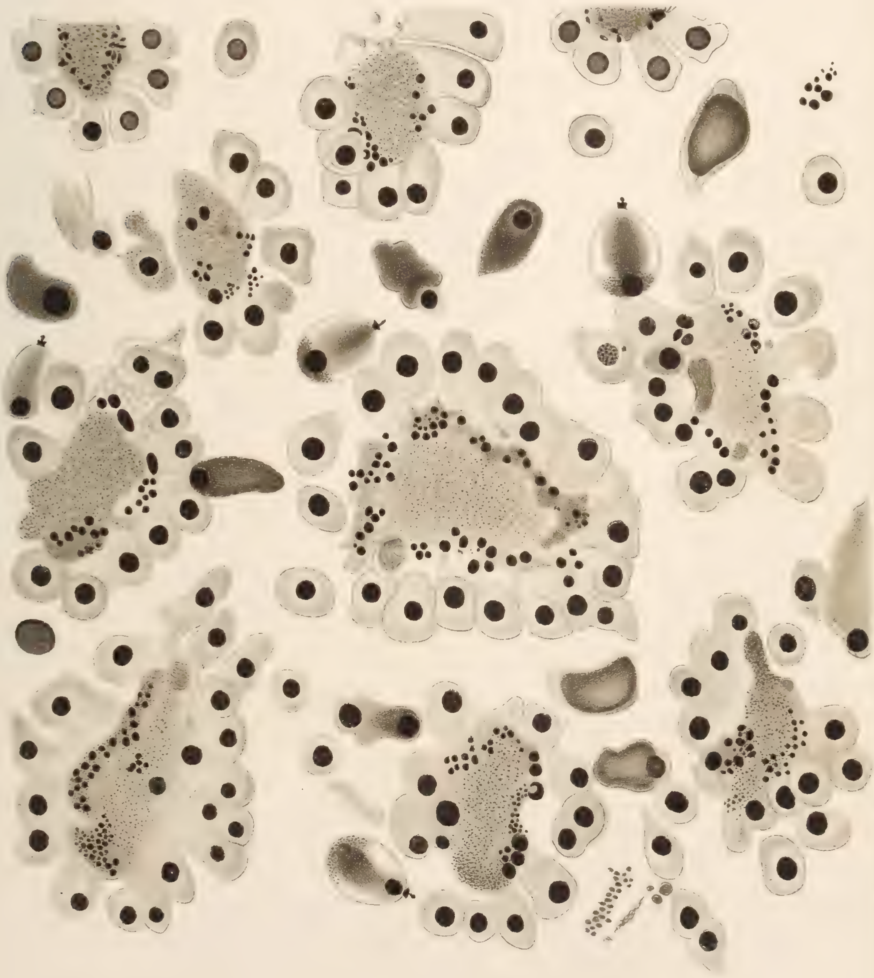
56

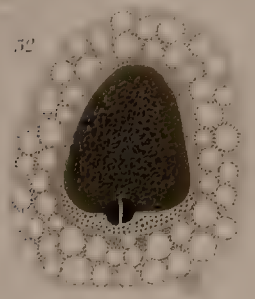


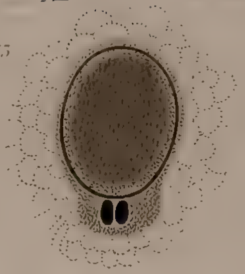
57

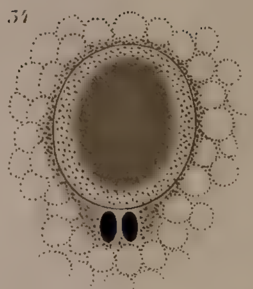


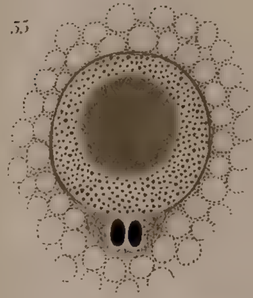
45

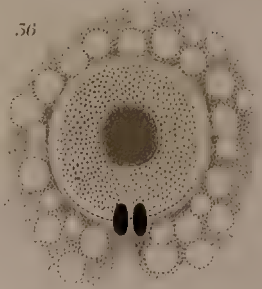


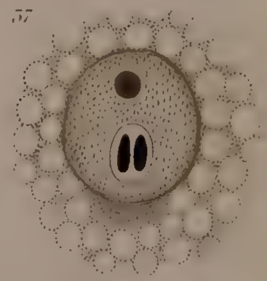
32


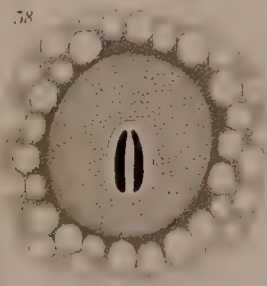
33


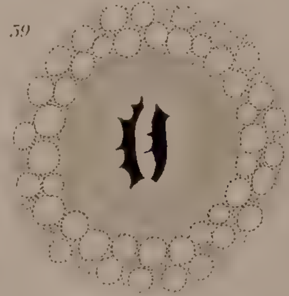
34


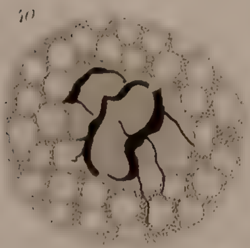
35


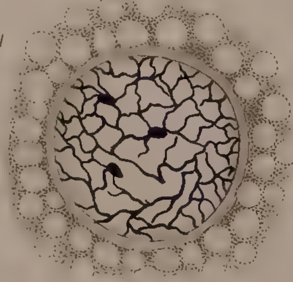
36


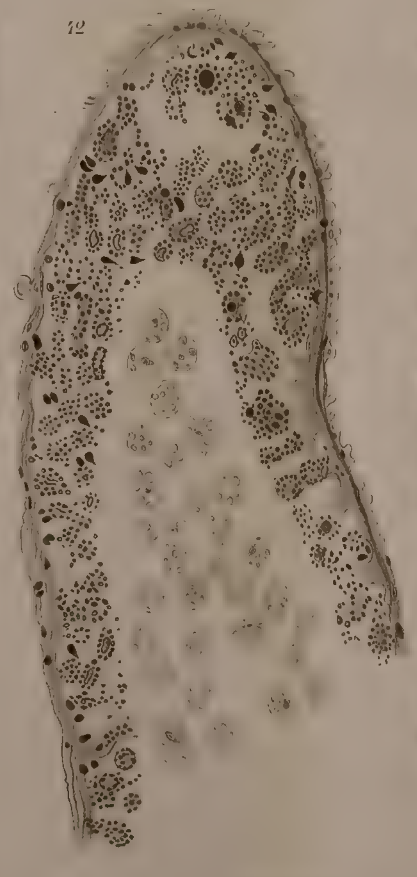
37


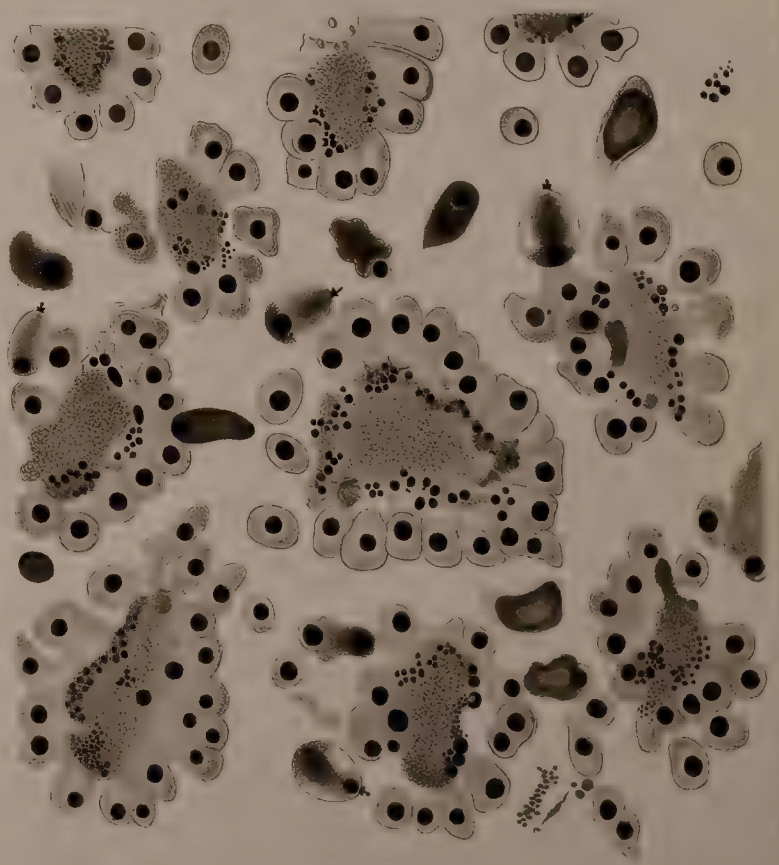
38


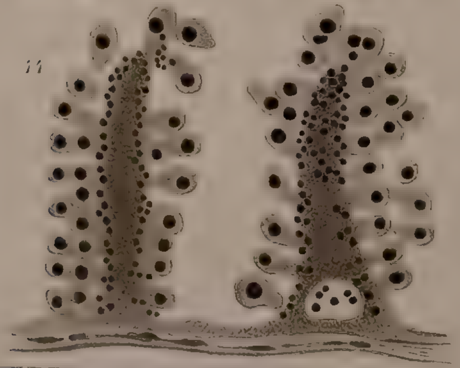
39


40


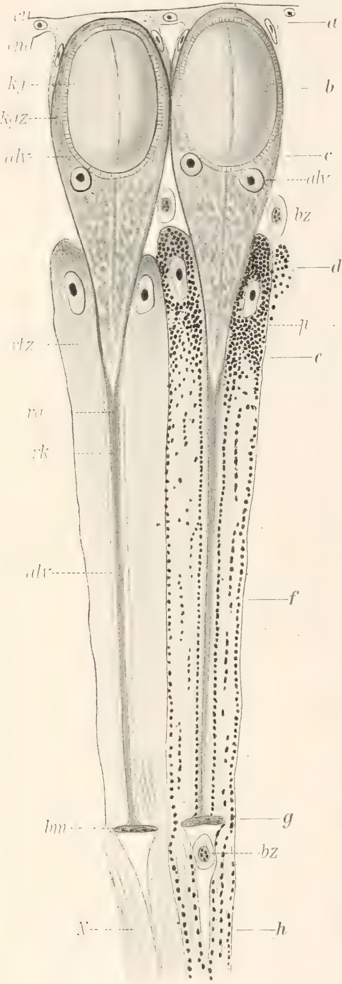
41


42


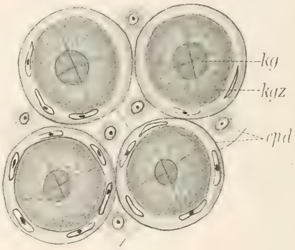
43


44


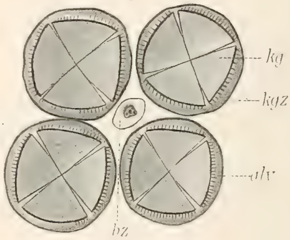
1


en
end
kg
kgz
alv
rtz
ra
rk
alv
bm
N
a
b
c
alv
bz
d
p
e
f
g
bz
h

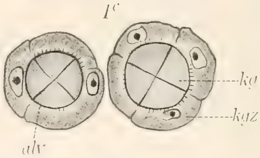
1^a



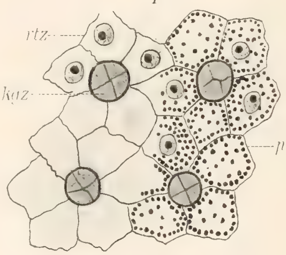
1^b


kg
kgz
alv
bz

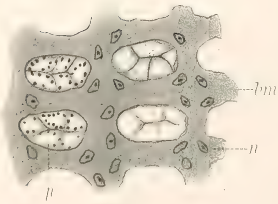
1^c



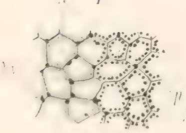
1^d



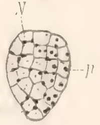
1^g



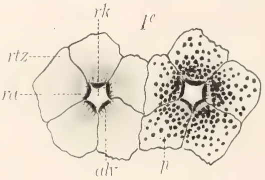
1^h



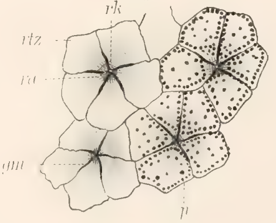
2

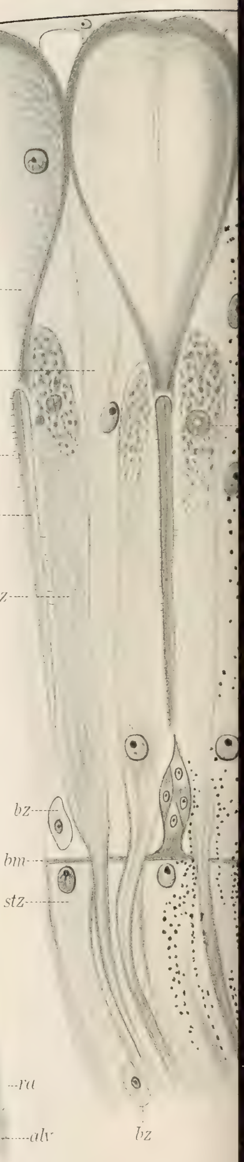


1^e


rk
rtz
ra
alv
p

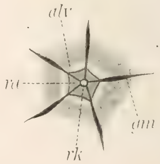
1^f


rk
rtz
ra
gm
p

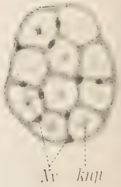

kgz
stz
alv
ra
rtz
bz
bm
stz
bz

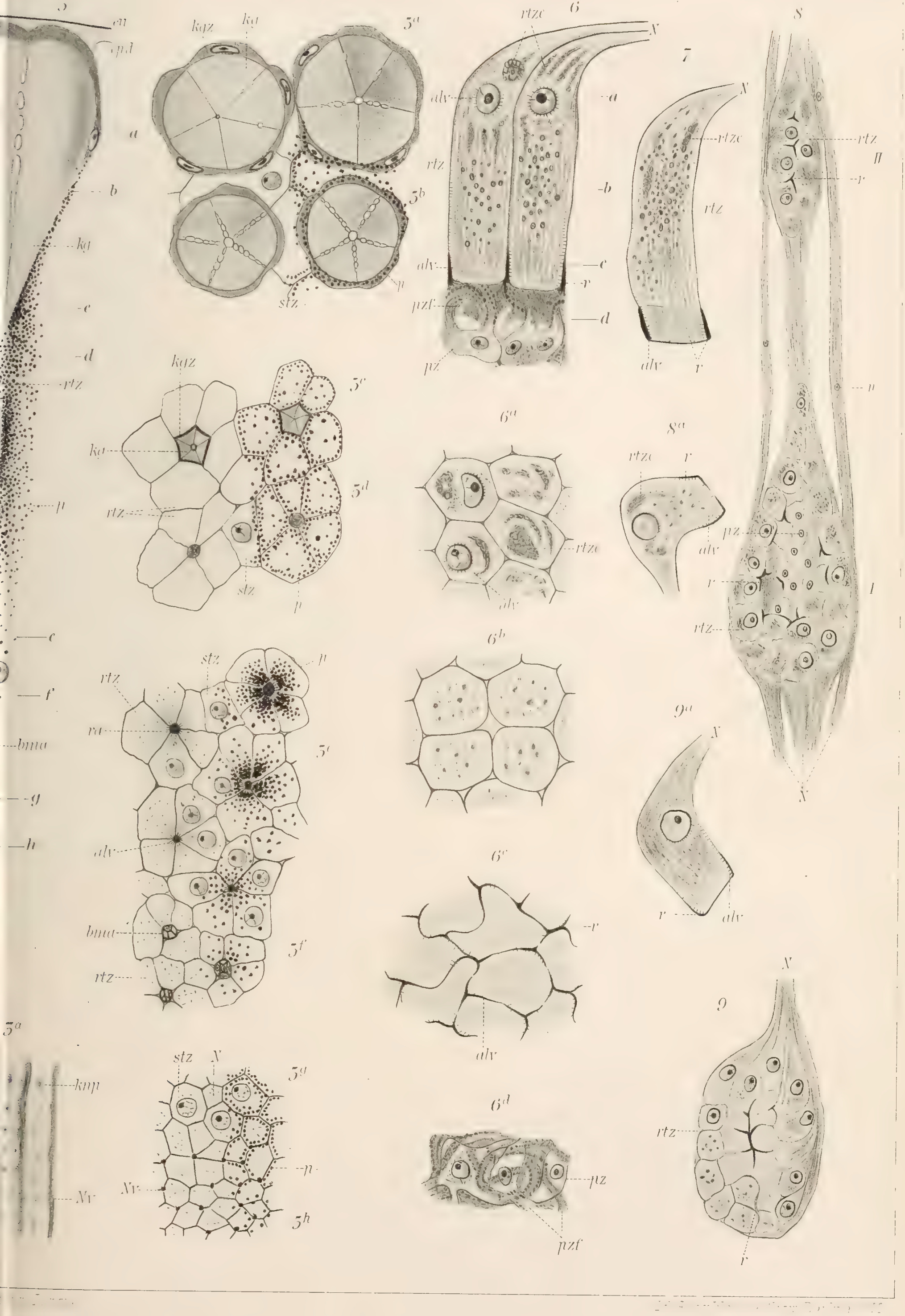
4

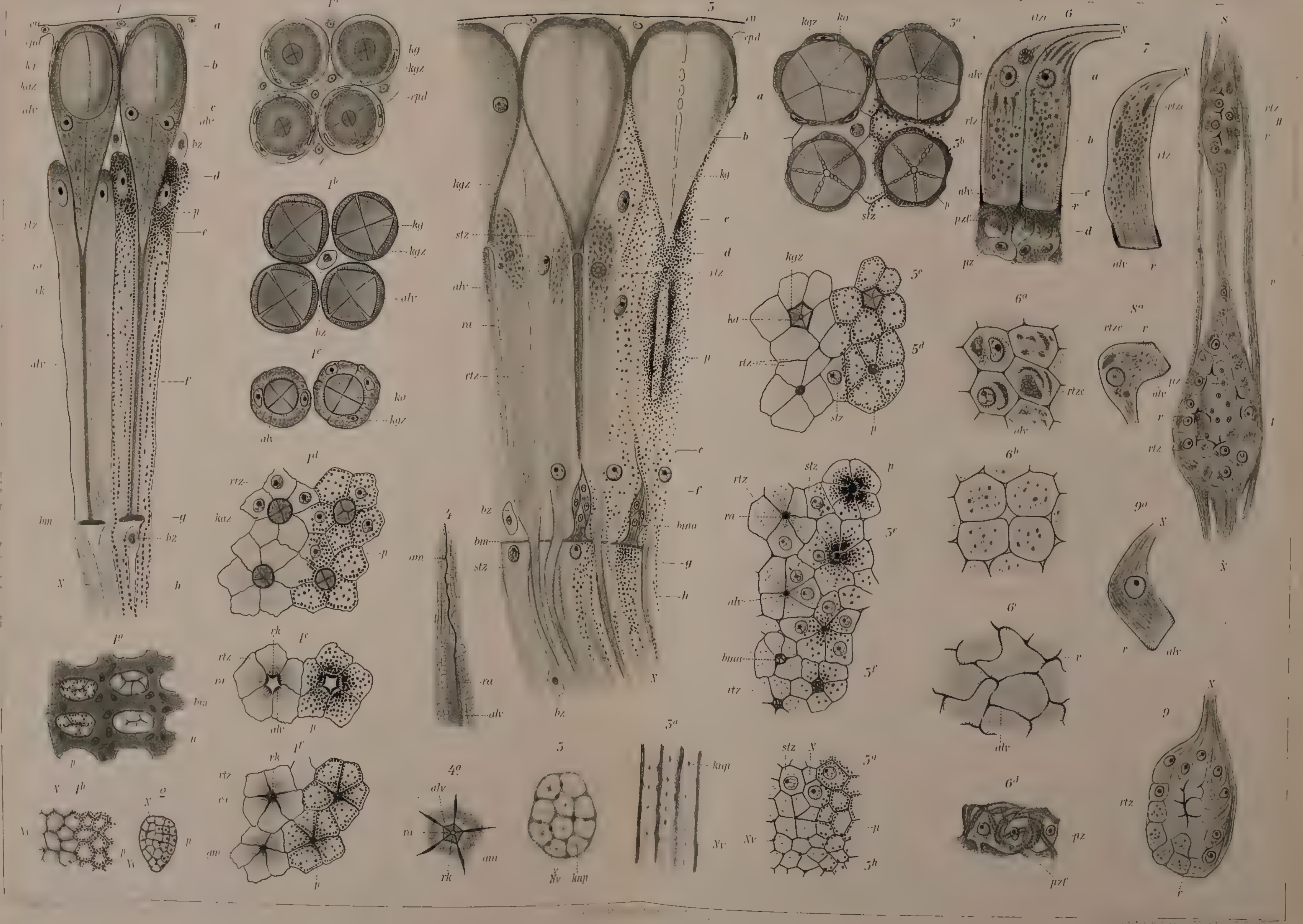
4^a



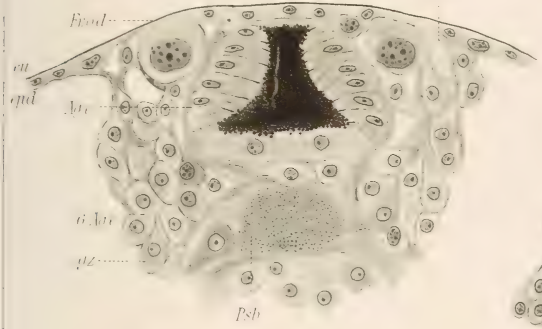
5



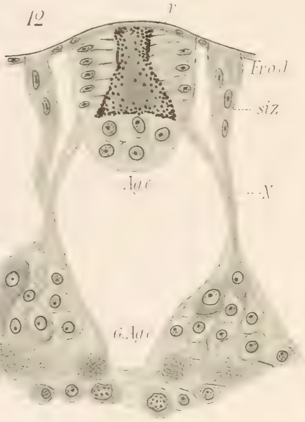

5
en
spd
a
b
kg
c
d
rtz
p
e
f
bma
g
h
5a
kgz
kg
5b
stz
p
6
rtzc
N
alv
a
rtz
b
alv
c
r
pzf
d
pz
7
N
rtzc
rtz
alv
r
8
rtz
II
r
n
pz
r
rtz
I
N
5c
kgz
kg
rtz
5d
stz
p
6a
rtzc
alv
8a
rtzc
r
alv
5e
stz
p
rtz
ra
alv
bma
rtz
5f
6b
6c
r
alv
9a
N
r
alv
5a
knp
Nr
stz
N
5g
p
Nr
5h
6d
pz
pzf
9
N
rtz
r


1
1a
1b
1c
1d
1e
1f
1g
1h
2
3
3a
3b
3c
3d
3e
3f
3g
3h
4
4a
5
5a
6
6a
6b
6c
6d
7
8
8a
9
9a
cu
epd
ka
kgz
alv
bz
rtz
ra
rk
bm
N
a
b
c
d
e
f
g
h
p
kg
stz
bma
am
knp
Nv
pz
pzf
rtzc
r
n

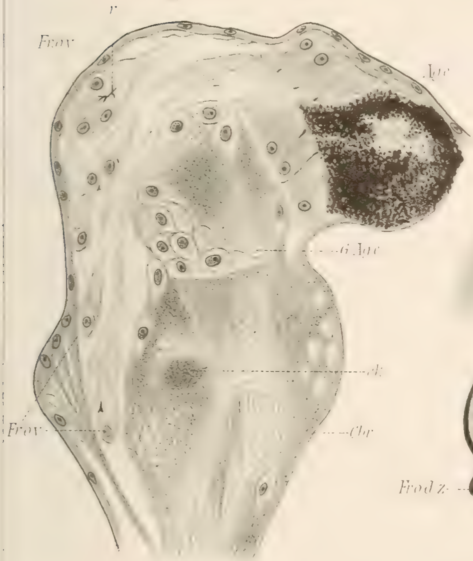
10


siz
Frod
cu
epd
Agc
G.Agc
gz
Psb

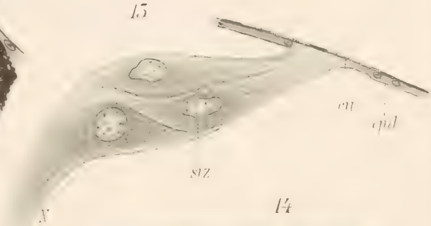
12


r
Frod
siz
Agc
N
gz
G.Agc

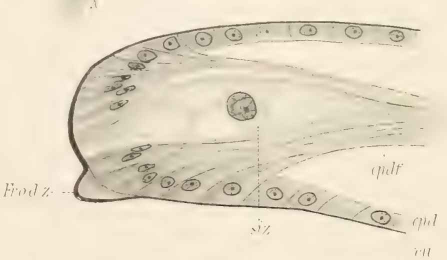
11


r
Frov
Agc
G.Agc
ck
Frov
Cbr

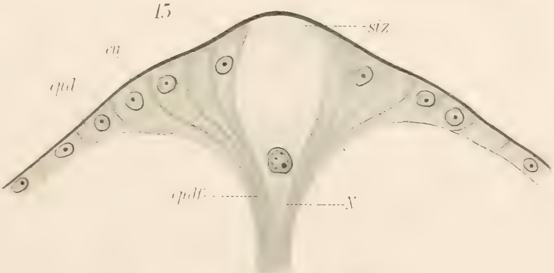
13



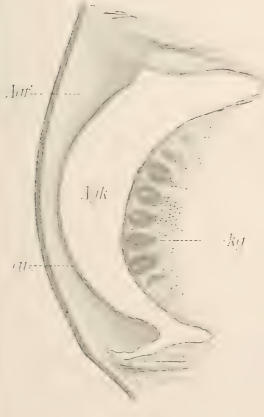
14


N
epdf
Frod z
epd
siz
cu

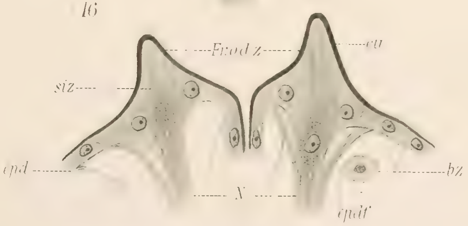
15

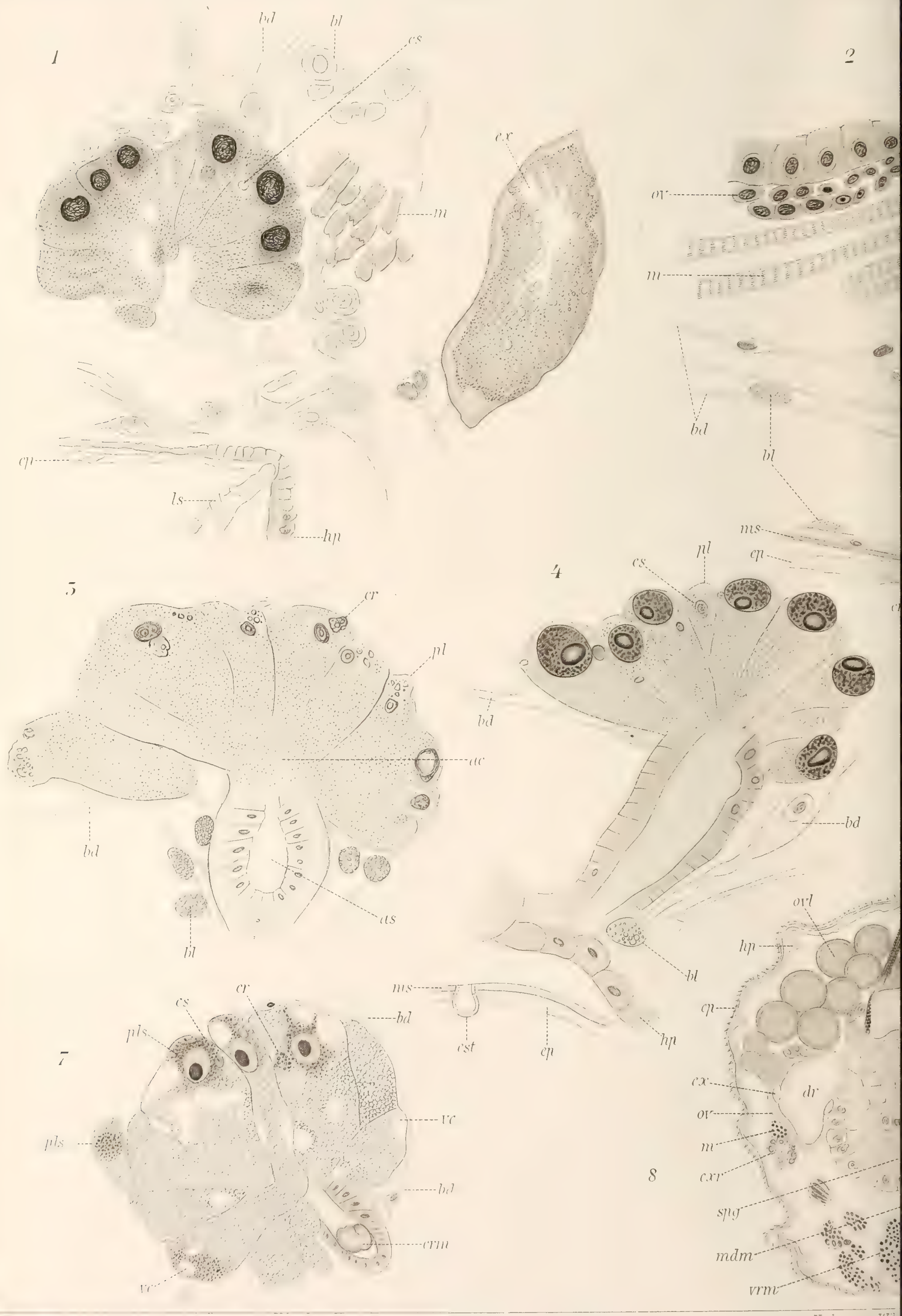

siz
cu
epd
epdf
N

17

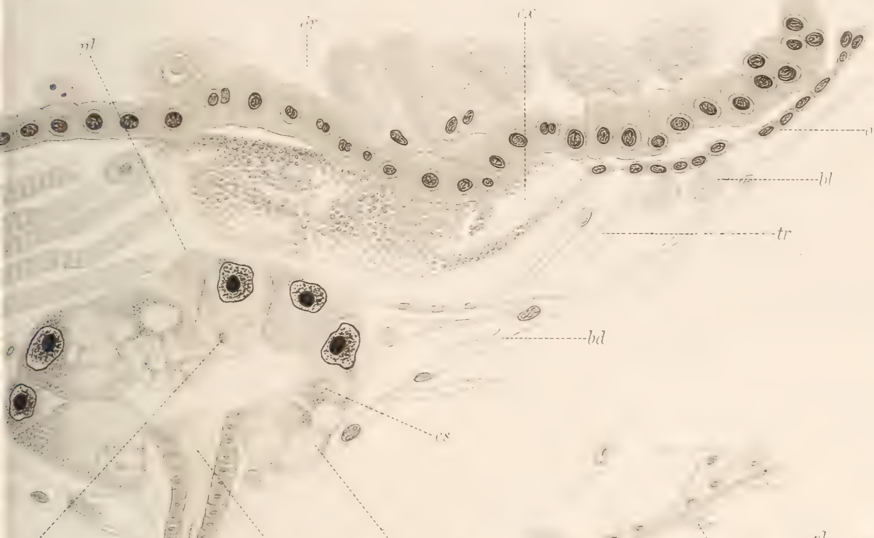

Aor
Agk
kg
cu

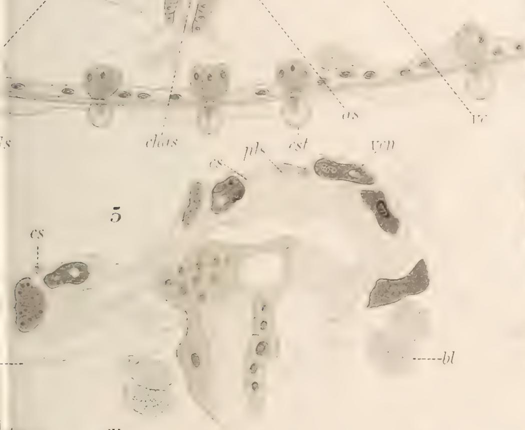
16


Frod z
cu
siz
epd
bz
N
epdf

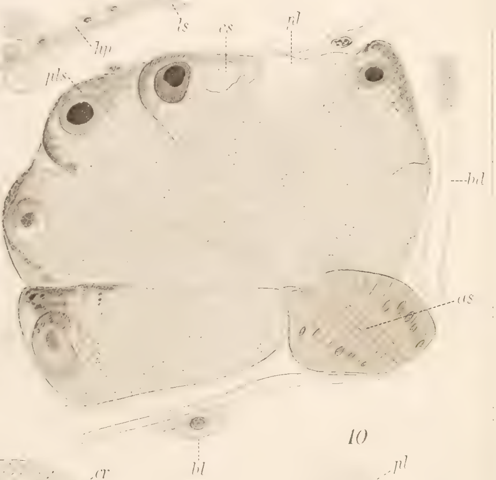

1
bd
bl
cs
m
ex
cp
ls
hp
2
ov
m
bd
bl
ms
cp
3
cr
pl
bd
ac
bd
bl
as
4
cs
pl
cp
bd
bd
bl
hp
ms
cst
ep
7
cr
cs
pls
bd
vc
pls
bd
crm
vc
8
ovl
hp
cp
ex
dr
ov
m
exr
spg
mdm
vrm

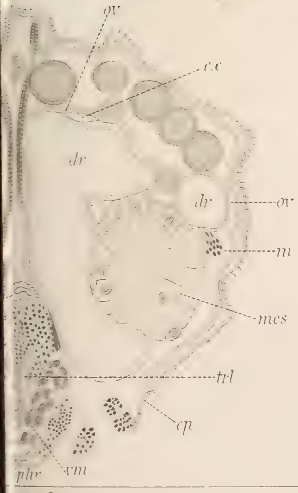
]


nl
dr
ex
ov
bl
tr
bd
cs
ls
lp

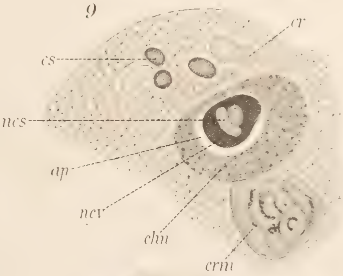

ls
chas
est
ven
as
vc
pls
cs
5
cs
bl

6

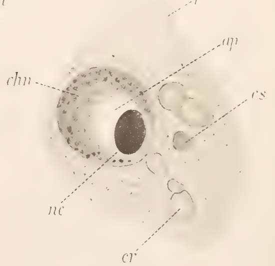

ls
cs
nl
pls
bd
as
bl


ov
ex
dr
dr
ov
m
mes
trl
cp
phr
vm

9

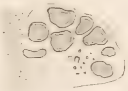

cr
cs
ncs
ap
nev
chn
crm

10

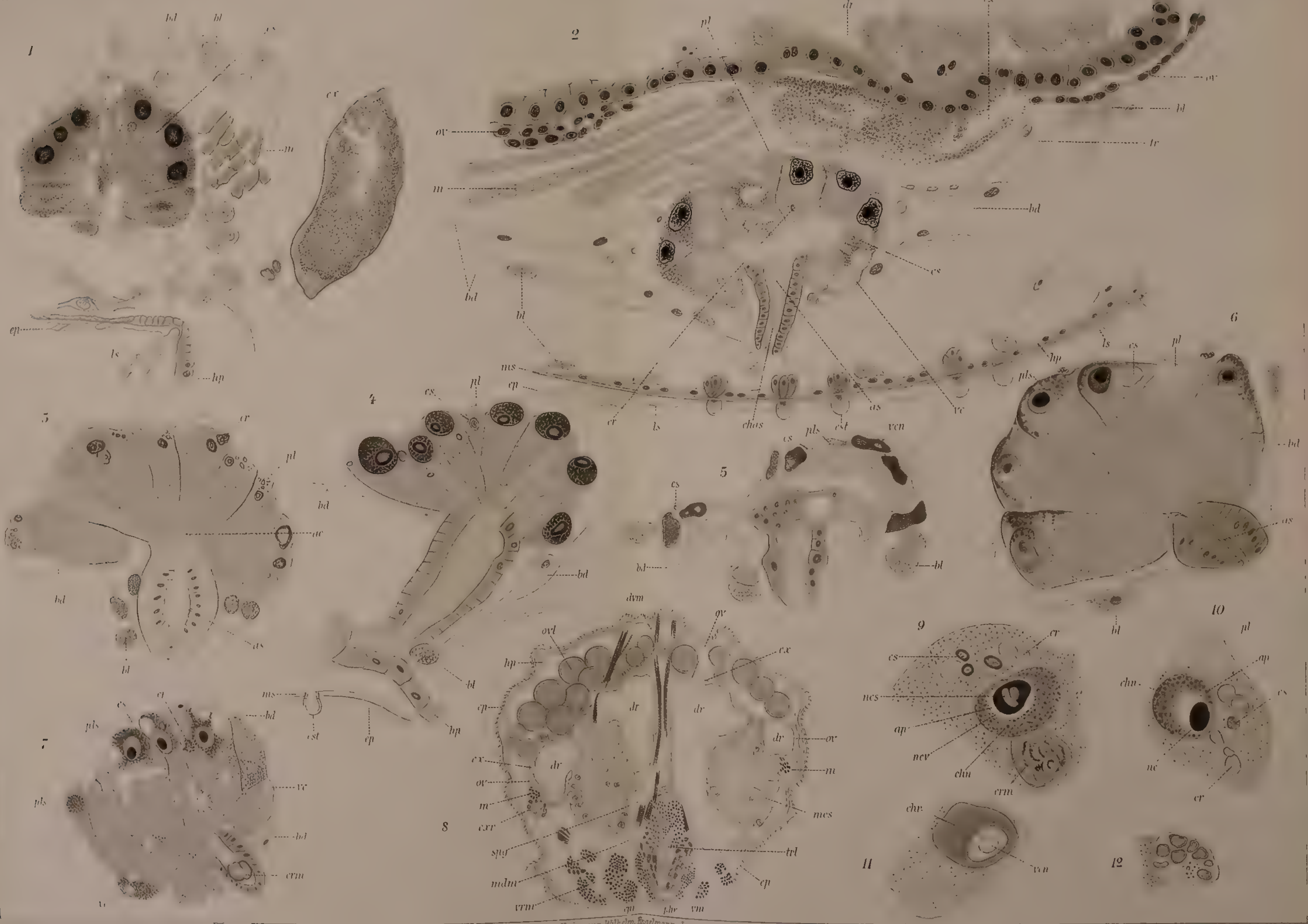

pl
ap
chn
cs
nc
cr

11

12

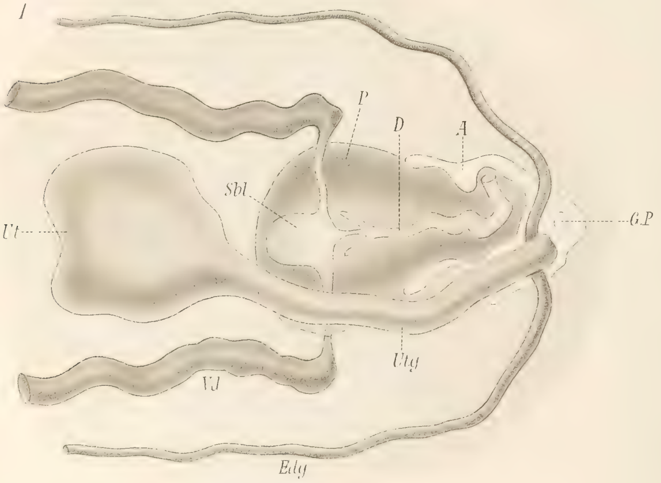


lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

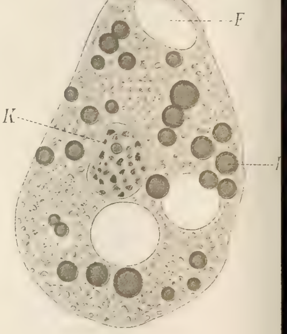

1
bd
bl
cs
m
cr
ep
ls
hp
2
pl
dr
cs
ov
bl
tr
m
bd
cs
bd
bl
ms
ep
cr
ls
chos
cst
ven
as
vc
6
ls
cs
pl
hp
pls
bd
as
bl
3
cr
pl
bd
ac
bd
as
bl
4
cs
pl
bd
bl
ms
cst
ep
hp
5
cs
pls
cs
bl
bd
7
cs
ct
bd
pls
vc
pls
bd
crm
8
dvm
ovl
gv
hp
cx
ep
dr
dr
dr
ov
cx
ov
m
m
cxr
mes
spg
trl
mdm
vrm
ep
gn
phr
vm
9
cr
cs
ncs
ap
nev
chn
crm
10
pl
chn
ap
cs
nc
cr
11
chr
ven
12

Lith. Anst. v Werner & Winter, Frankfurt a/M.

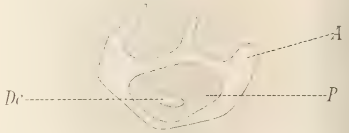
1


P
D
A
Sbl
Ut
G.P
Utg
Vd
Edg

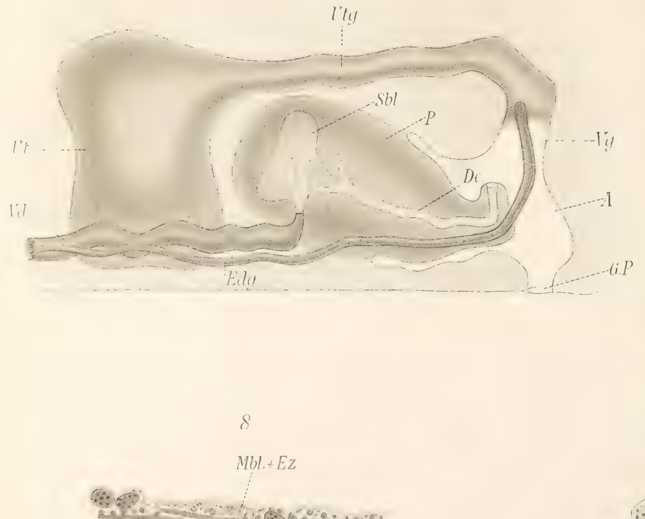
5

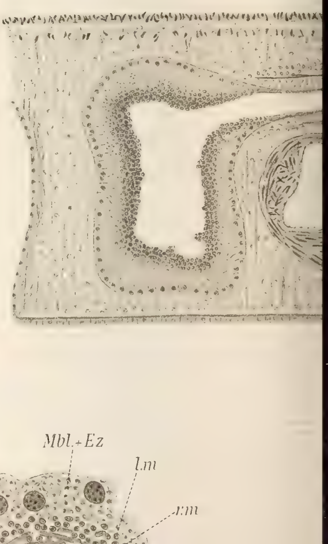


3

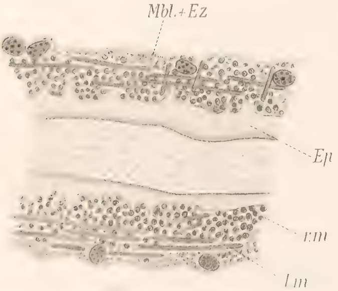


2

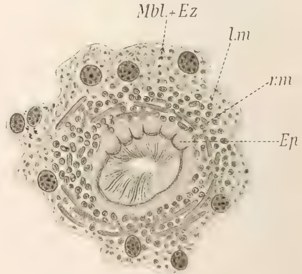

Utg
Sbl
P
Ut
Vg
Dc
A
Vd
Edg
G.P



8

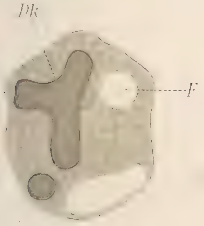

Mbl.+Ez
Ep
rm
lm

9

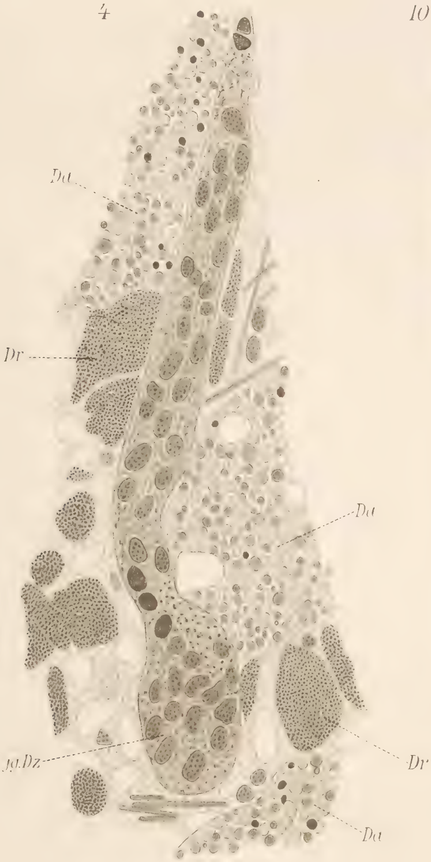

Mbl.+Ez
lm
rm
Ep

Verlag von Wilhe

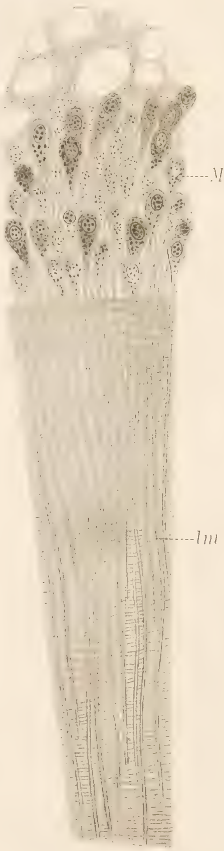
6



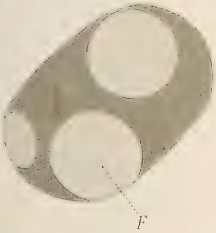
4

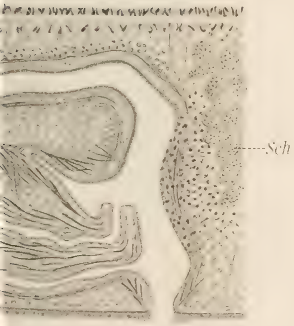

Da
Dr
Da
jg.Dz
Dr
Da

10

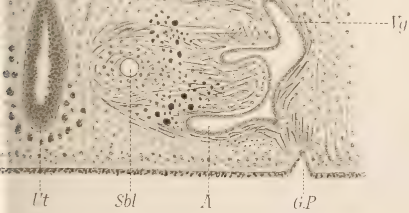


7

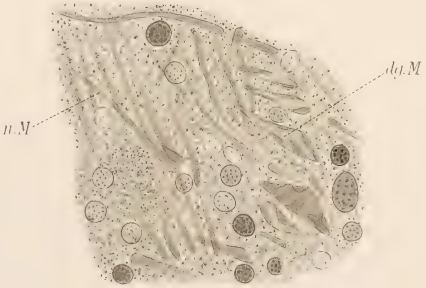




12


Vg
Ut
Sbl
A
G.P

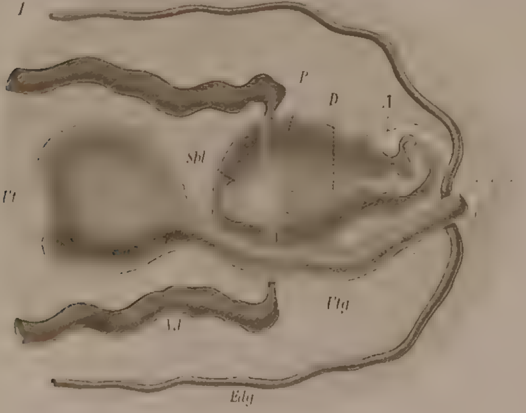
13



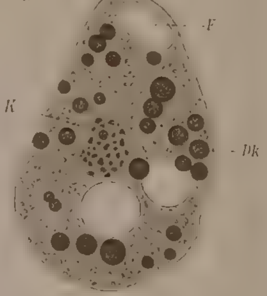
ann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

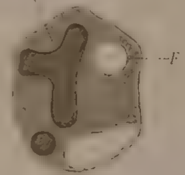
1


P
D
A
Ut
Sbl
GP
Vd
Utg
Edg

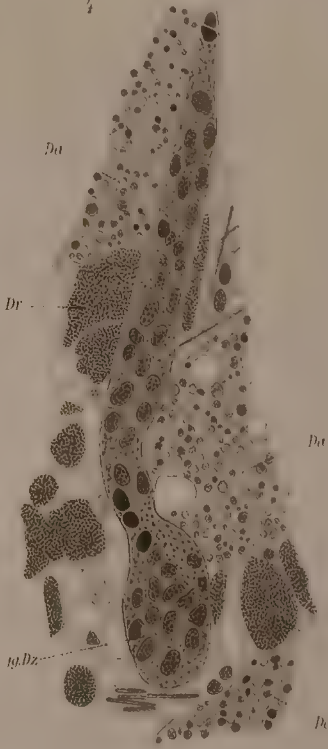
3



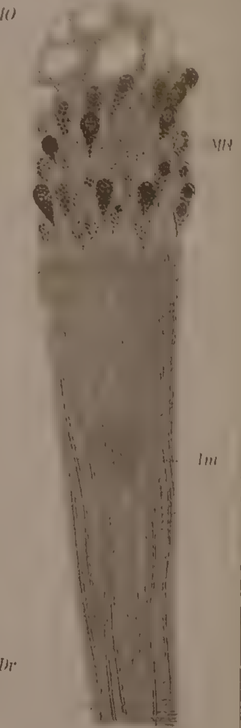
6



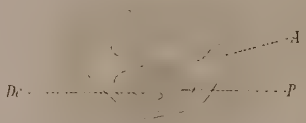
4


Da
Dr
Da
jg.Dz
Dr
Da

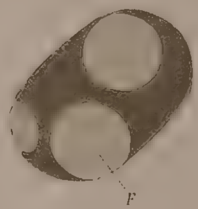
10



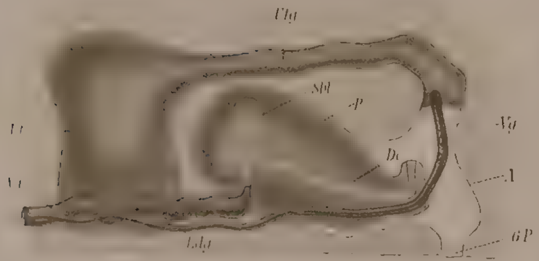
5



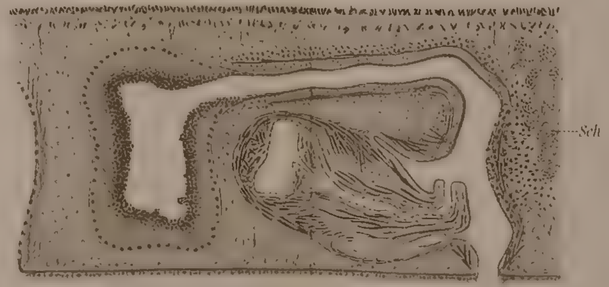
7



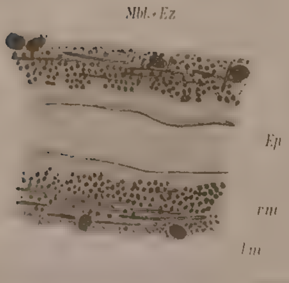
2


Utg
Sbl
P
Vg
Ut
Vd
Dc
A
GP
Edg

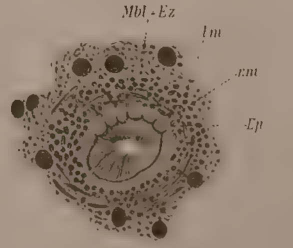
11



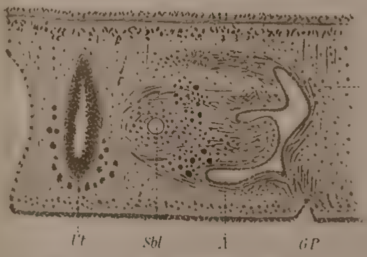
8


Mbl + Ez
Ep
rm
lm

9


Mbl + Ez
lm
rm
Ep

12


Vg
Ut
Sbl
A
GP

13

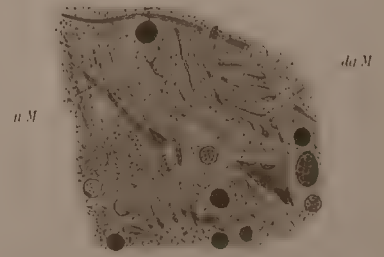


Fig. 1.

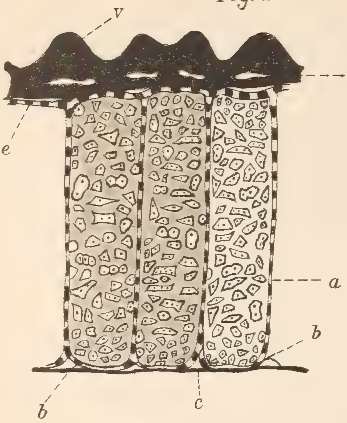


Fig. 2.

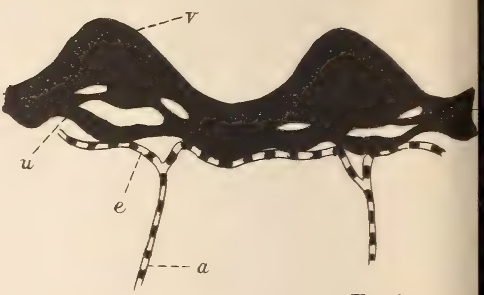


Fig. 3.

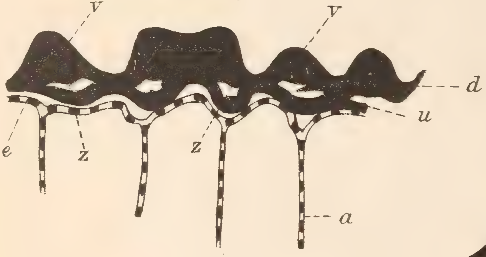


Fig. 5.

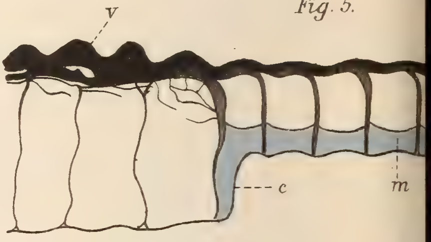


Fig. 7.

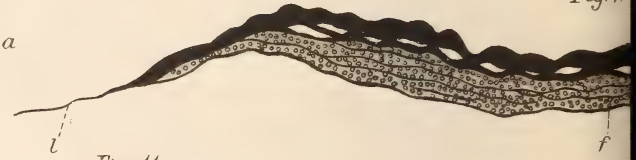


Fig. 10.

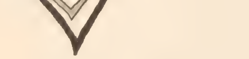
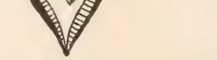


Fig. 11.



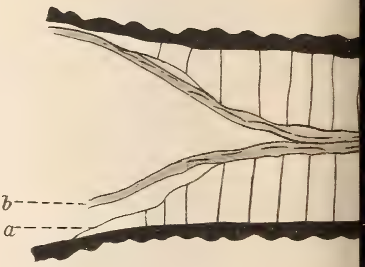


Fig. 15.

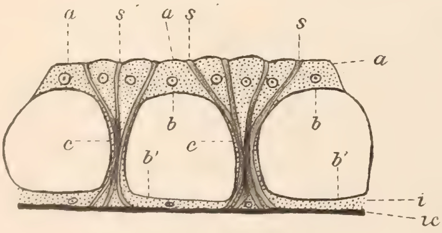
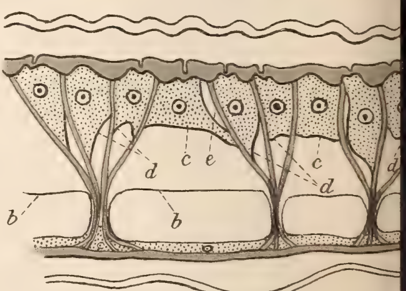

a
s
a
s
s
a
b
b
c
c
b'
b'
i
w

Fig. 16.



A. Zwack gez.

Verlag von Wilhelm

Fig. 4.

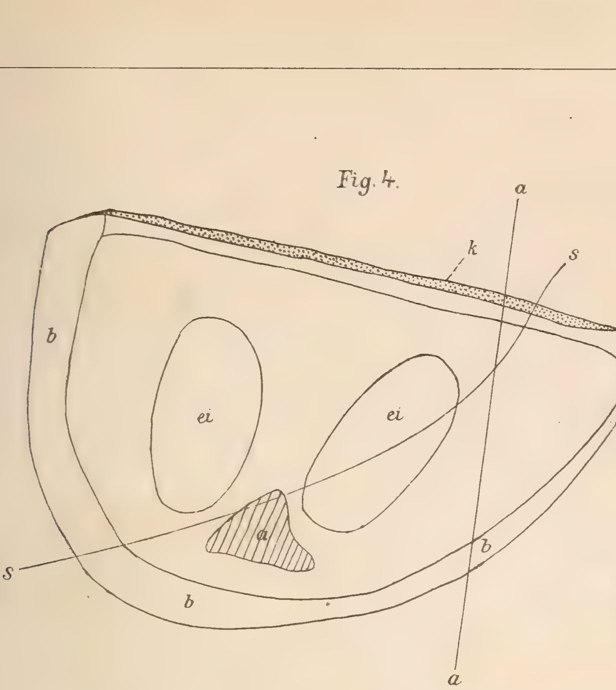

a
k
s
st
b
ei
ei
a
b
S
b
a

Fig. 6.

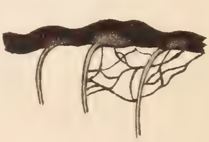


Fig. 8.

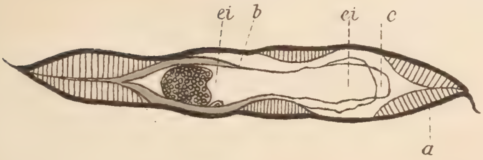


Fig. 9.

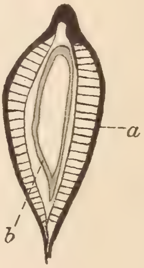


Fig. 12.

Fig. 13.

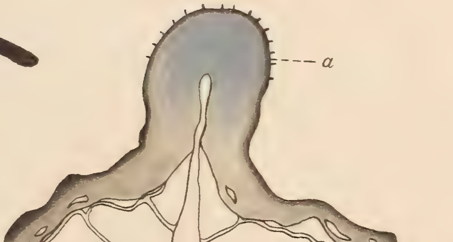
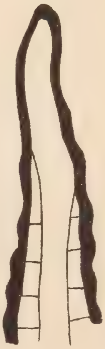


Fig. 14.

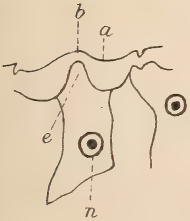


a

a'

i

Fig. 17.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

r, Leipzig.

Fig. 1.

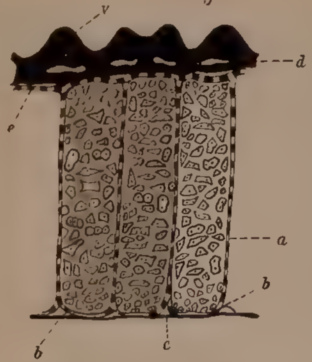


Fig 2.

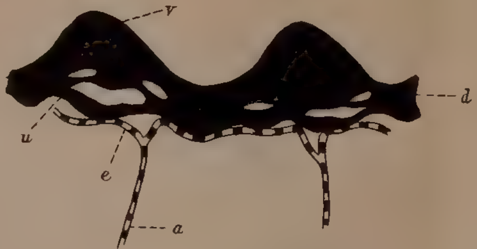


Fig. 4.

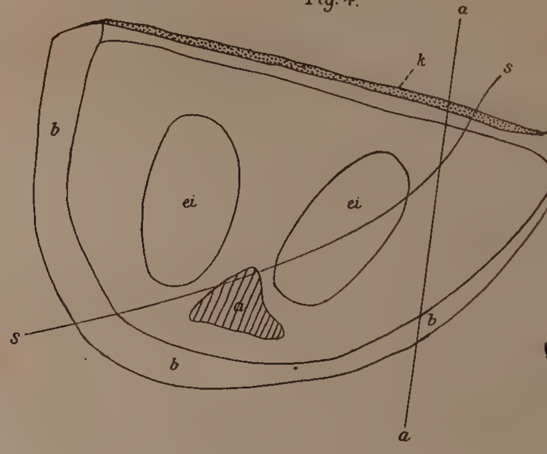

a
k
s
st
b
ei
ei
a
s
b
b
a

Fig. 5.

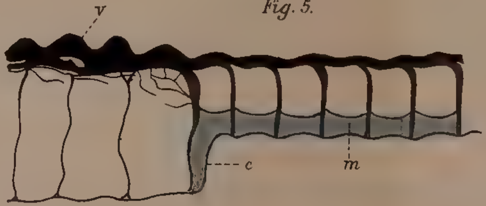


Fig. 3.

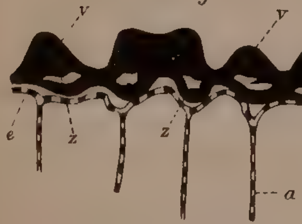


Fig. 6.

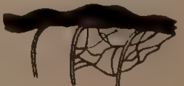


Fig. 7.

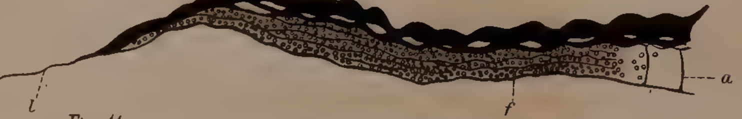


Fig. 8.

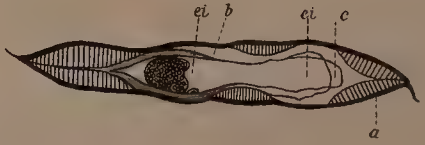


Fig. 9.

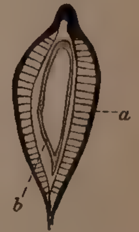


Fig. 10.

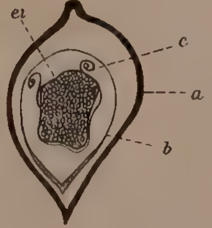


Fig. 11.

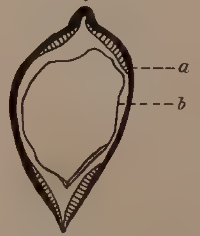


Fig. 12.

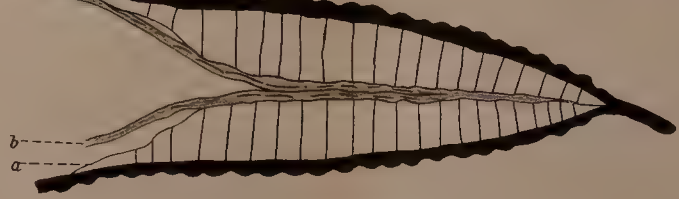


Fig. 13.

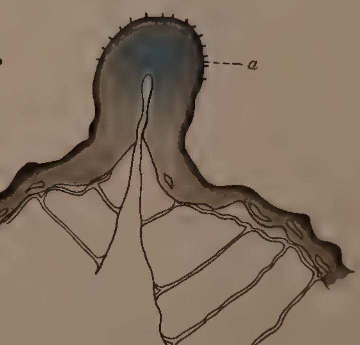


Fig. 14.

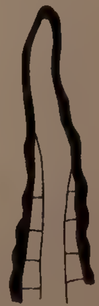


Fig. 15.

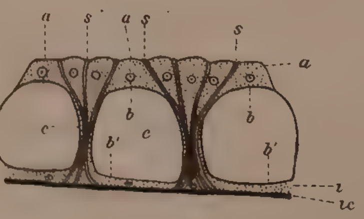

a
s
a
s
s
a
b
b
c
c
b'
b'
i
w

Fig. 16.

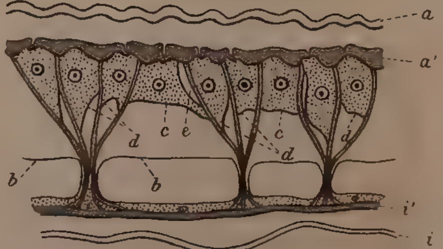
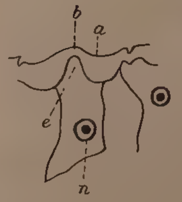

a
a'
d
c
e
c
d
d
b
b
i'
i

Fig. 17.



A. Zwack gez.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 18.

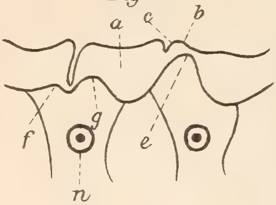


Fig. 19.

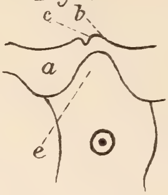


Fig. 20.

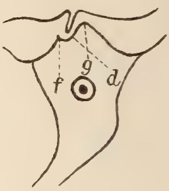


Fig. 26.

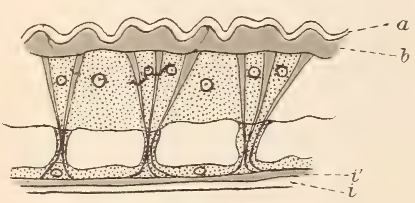


Fig. 27.

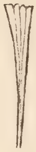


Fig. 28

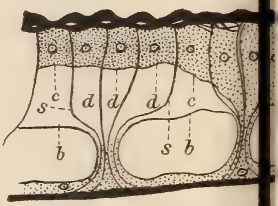
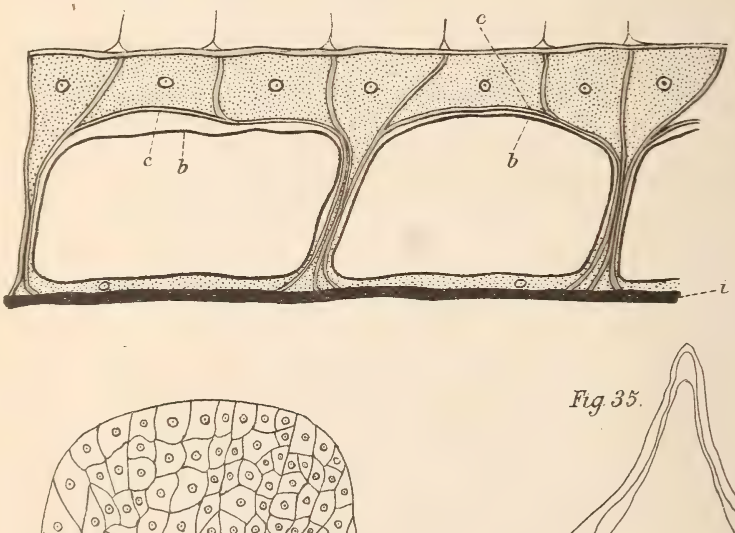


Fig. 30.



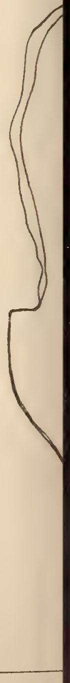
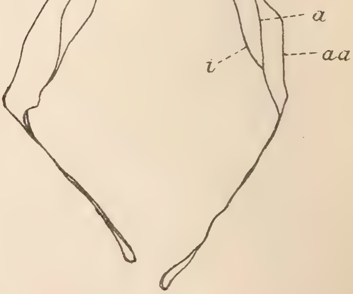


Fig. 35.



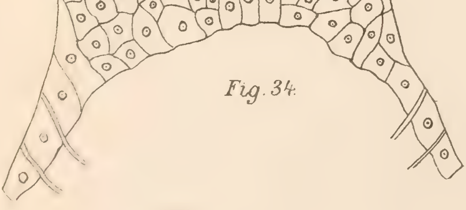


Fig. 34.

Verlag von Wilhelm

21.

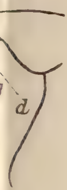


Fig. 22.

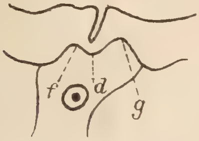


Fig. 23.

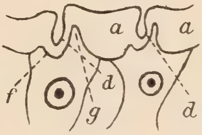


Fig. 24.

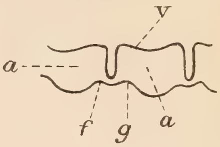
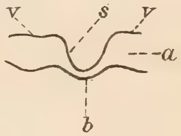


Fig. 25.



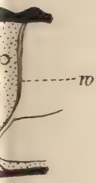


Fig. 29.

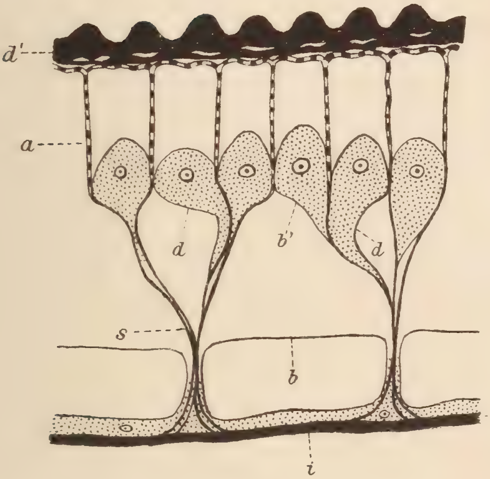
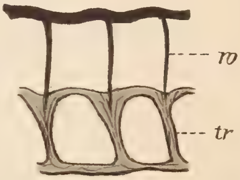


Fig. 31.



36.

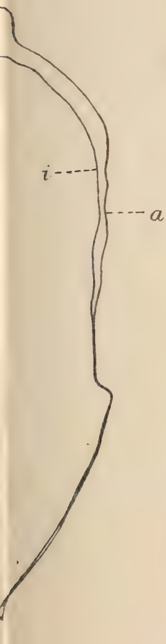


Fig. 37.

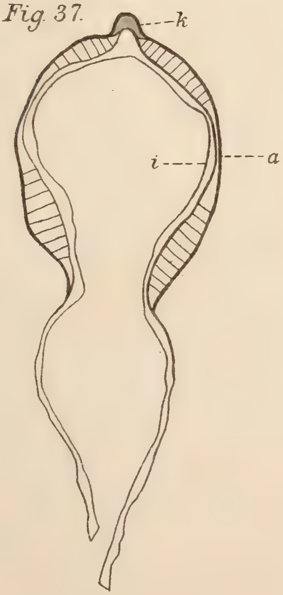


Fig. 32.

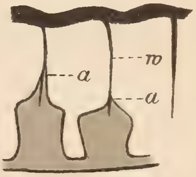


Fig. 33.

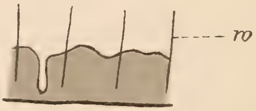
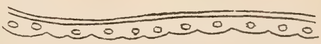


Fig 38.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Fig. 18.

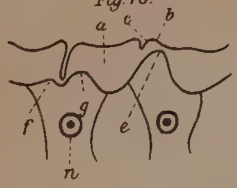


Fig. 19.

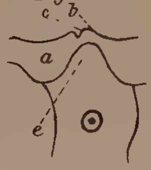


Fig. 20.

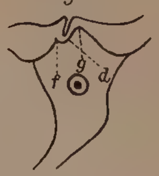


Fig. 21.

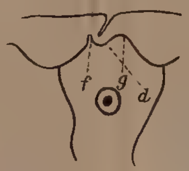


Fig. 22.

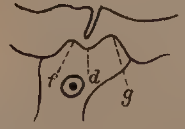


Fig. 23.

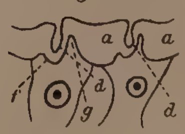


Fig. 24.

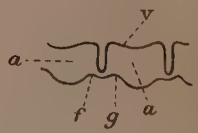


Fig. 25.

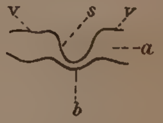


Fig. 26.

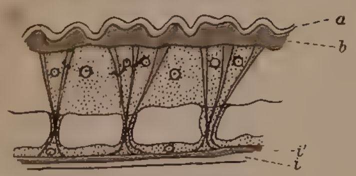


Fig. 27.

Fig. 28.

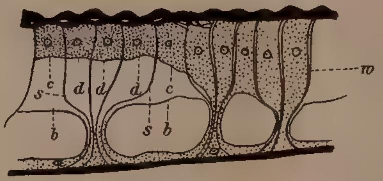

w
s
c
d
d
d
c
b
s
b

Fig. 29.

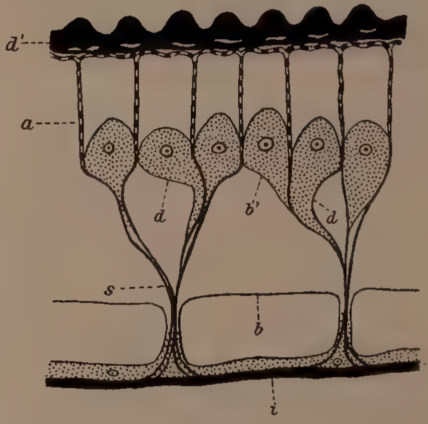


Fig. 31.

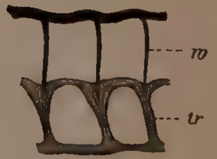


Fig. 30

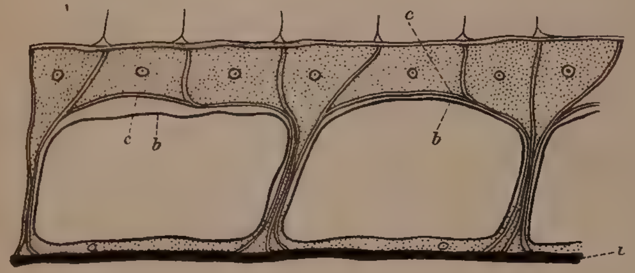


Fig. 36.

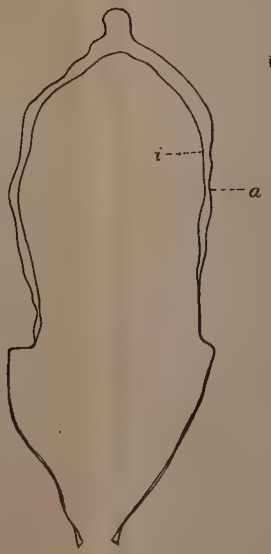


Fig. 32.

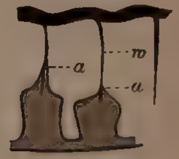


Fig. 37.

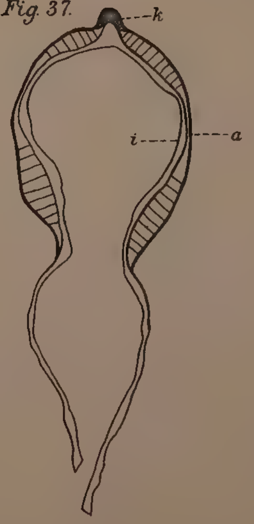


Fig. 35.

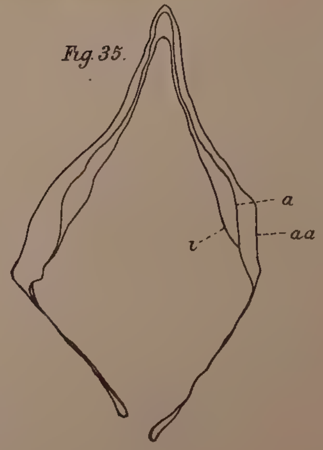


Fig. 33.

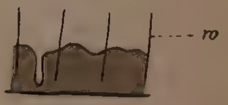


Fig. 34

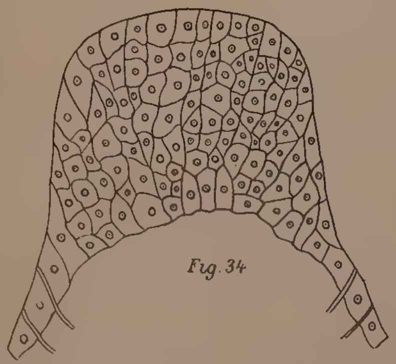
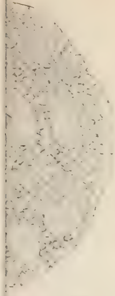


Fig. 38.

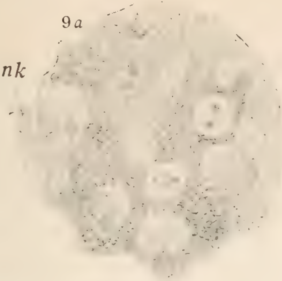
A. Zwack gez.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

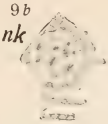
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



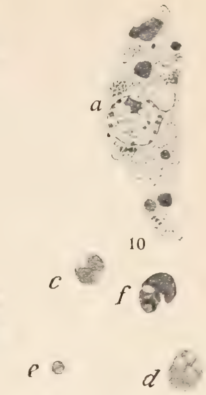
9 a



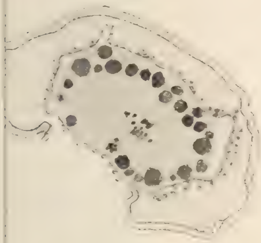
9 b



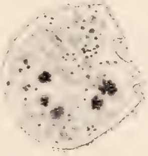
10



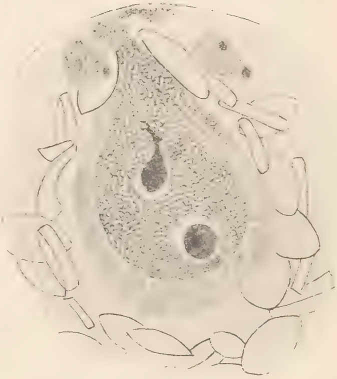
17



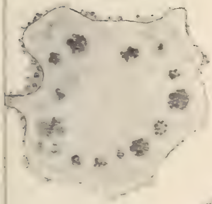
20



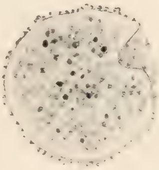
22



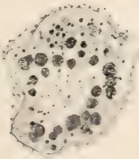
18



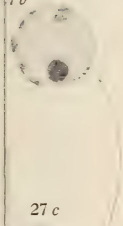
21



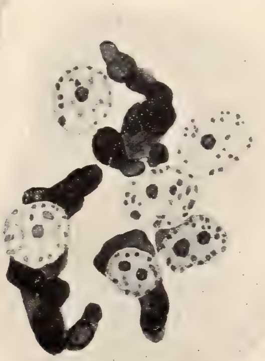
19



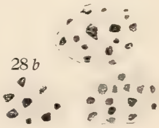
7 b



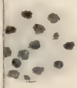
28 a



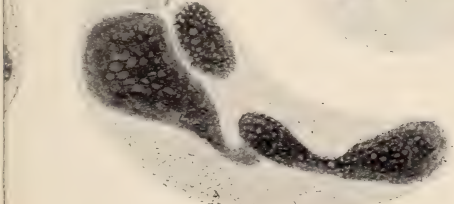
28 b



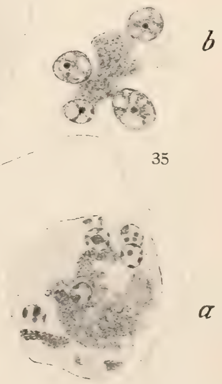
27 c



34

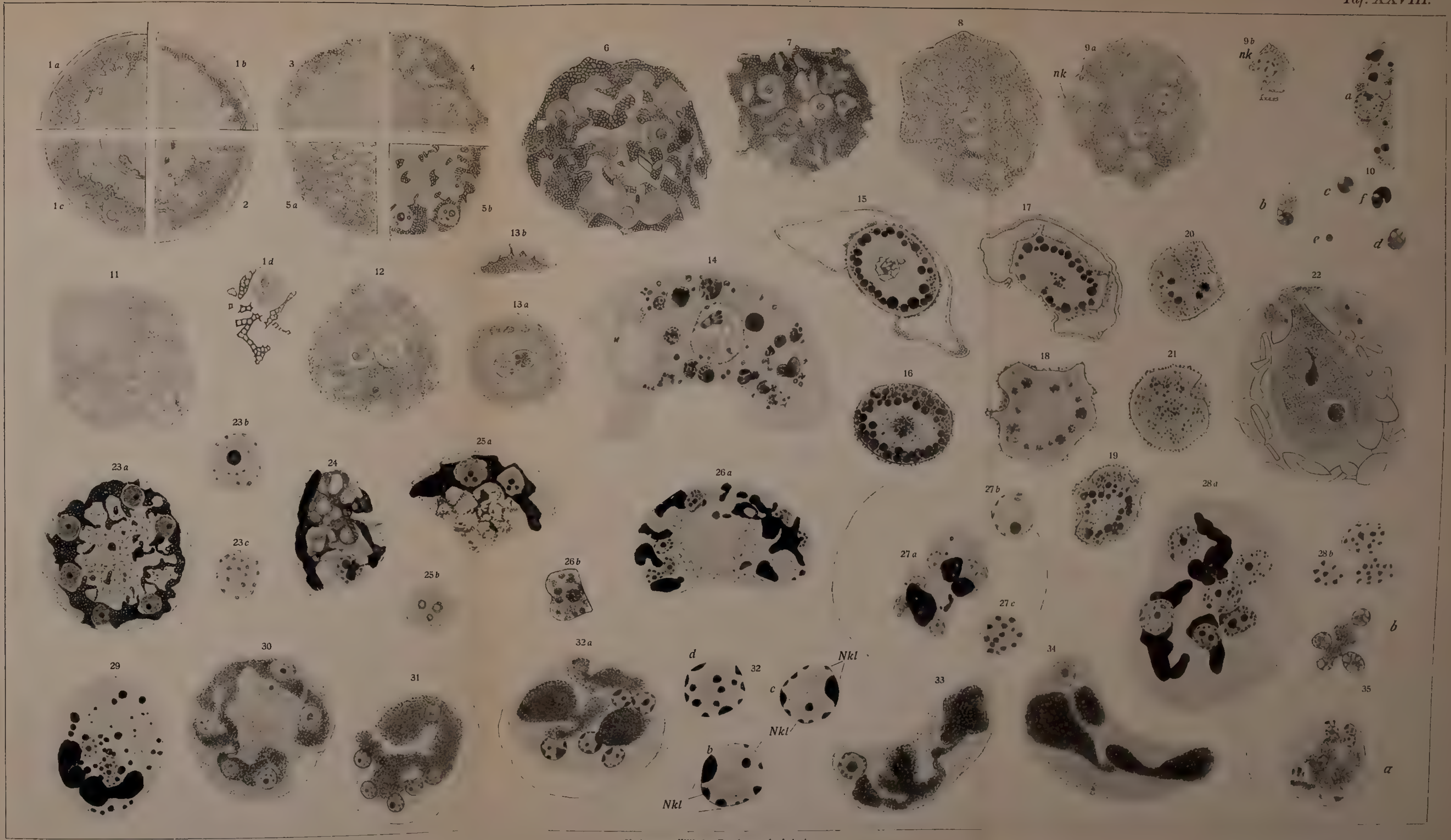


35



Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXXIX.

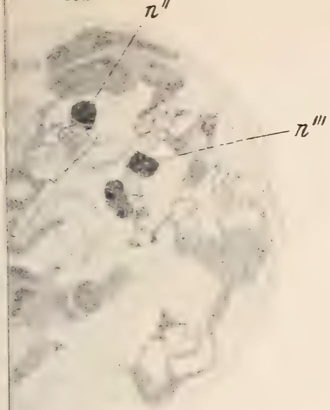
Taf. XXVIII.


1 a
1 b
3
4
6
7
8
9 a
nk
9 b
nk
a
1 c
2
5 a
5 b
10
c
f
b
e
d
15
17
20
13 b
11
1 d
12
14
13 a
22
16
18
21
23 b
25 a
19
23 a
24
26 a
27 b
28 a
23 c
25 b
26 b
27 a
28 b
27 c
b
29
30
31
32 a
d
32
c
Nkl
Nkl
b
Nkl
33
34
35
a

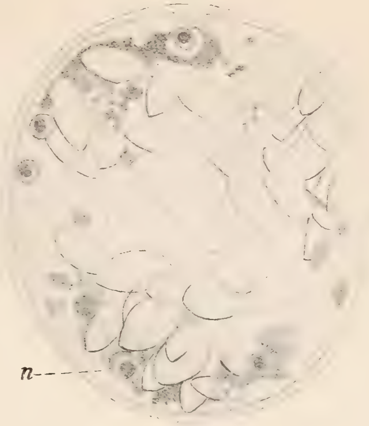
E. Martini gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

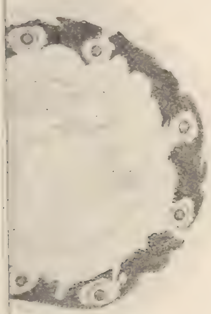
39a



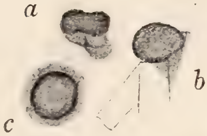
40



46

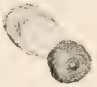


41 a — c

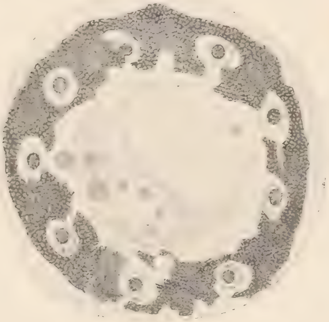


42 a

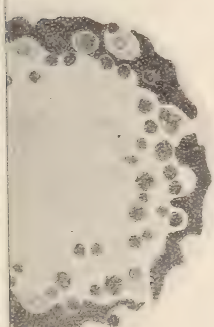
42 b



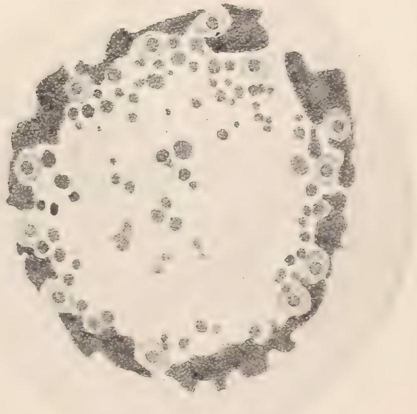
47



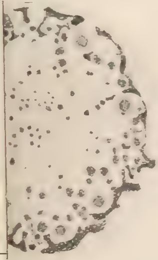
51



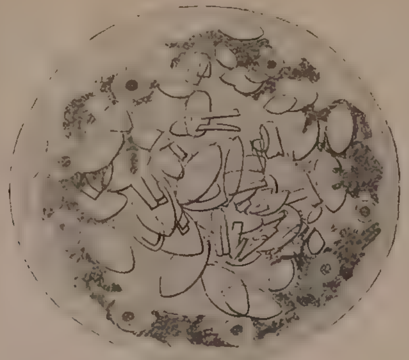
53



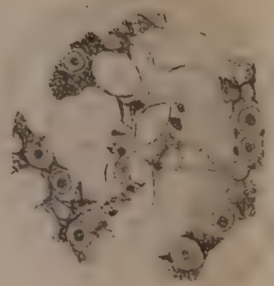
52



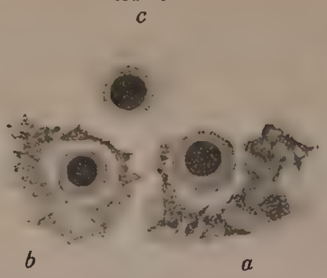
36



37

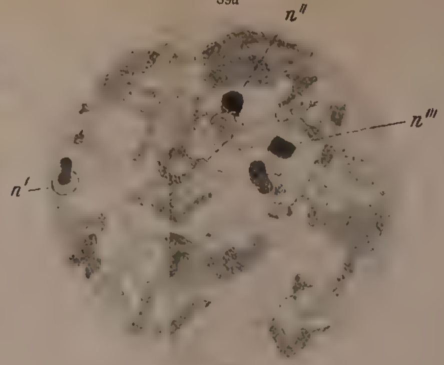


38 *a—c*

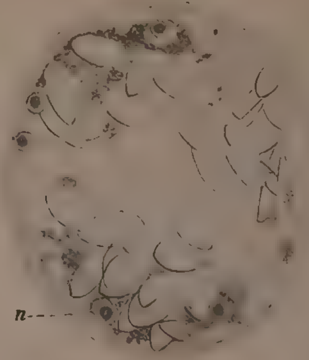


39 *b*

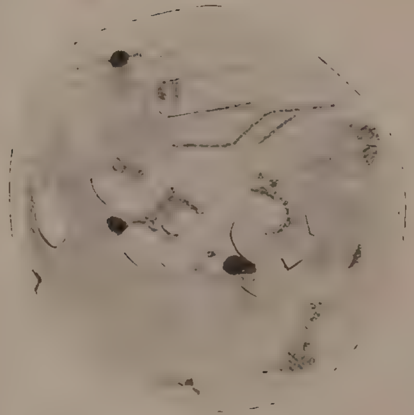
39 *a*



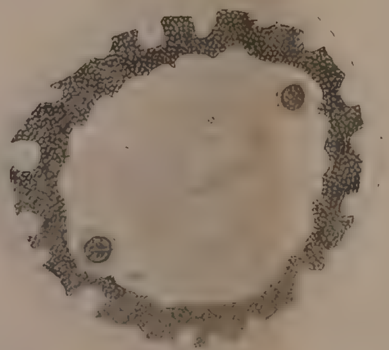
40



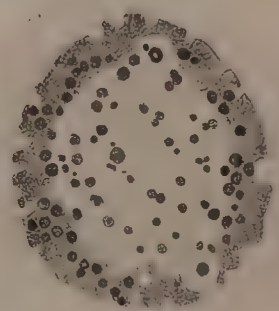
43



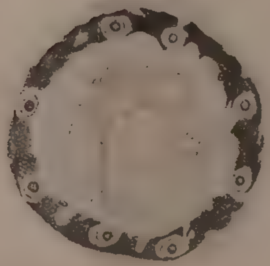
44



45



46

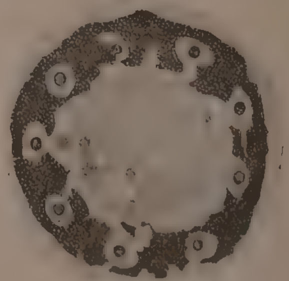


41 *a — c*

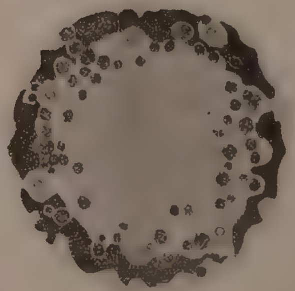
42 *a*

42 *b*

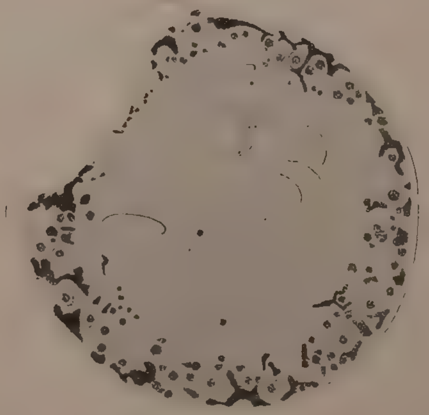
47



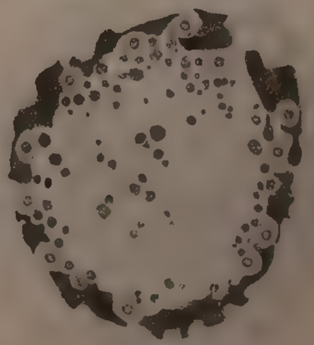
51



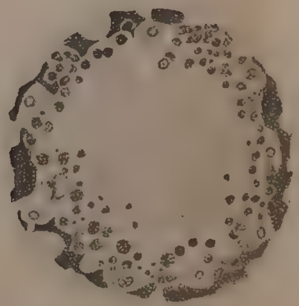
50



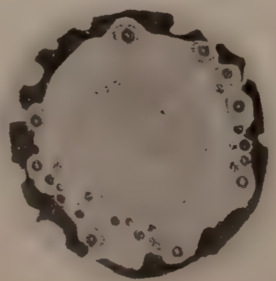
53



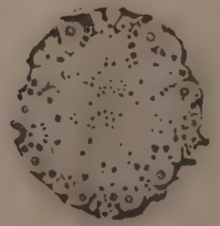
49



48



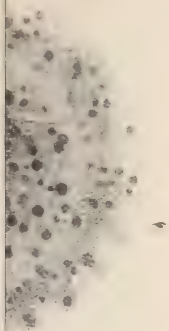
52



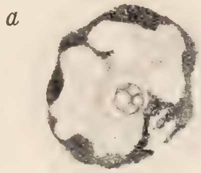
E. Martini gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

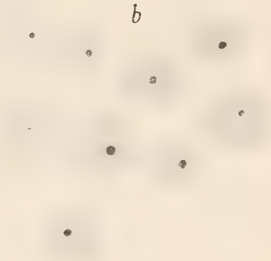
Taf. XXX.



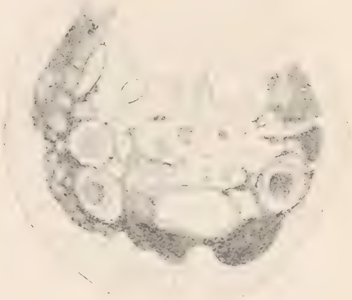
60 *a*



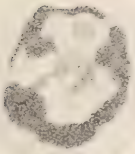
60 *b*



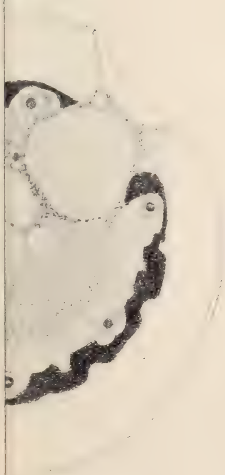
65



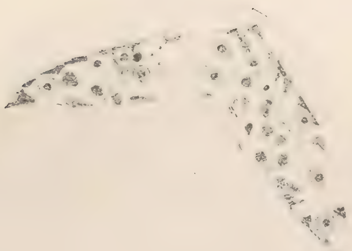
60 *c*



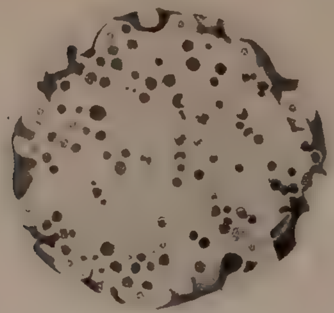
4



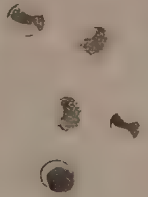
69



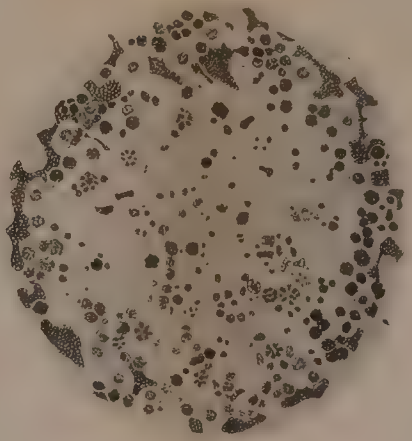
54 *a*



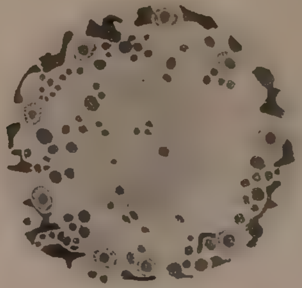
54 *b*



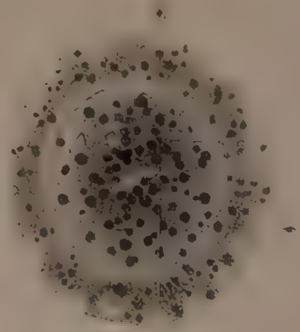
55



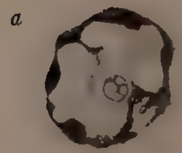
58 *a*



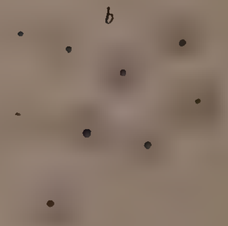
59 *a*



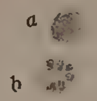
60 *a*



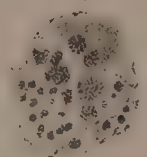
60 *b*



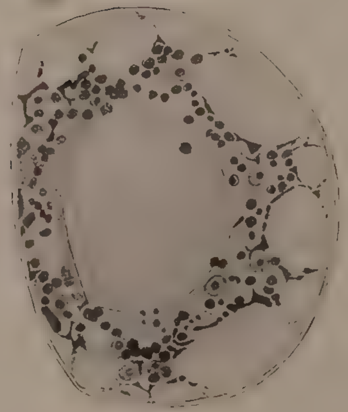
57 *a* u. *b*



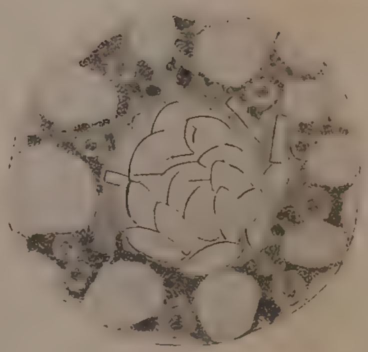
58 *b*



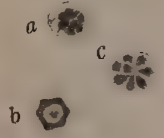
61



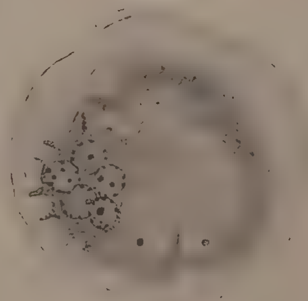
62



56 *a*—*c*

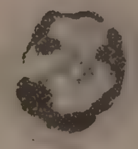


63

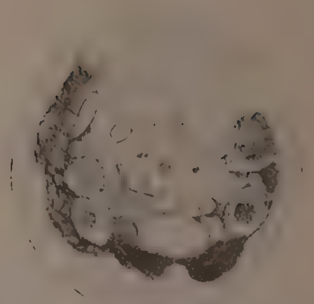


59 *b*

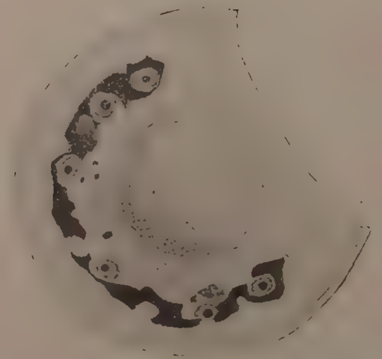
60 *c*



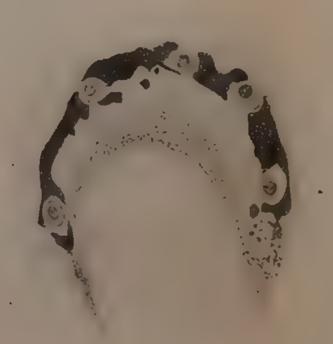
65



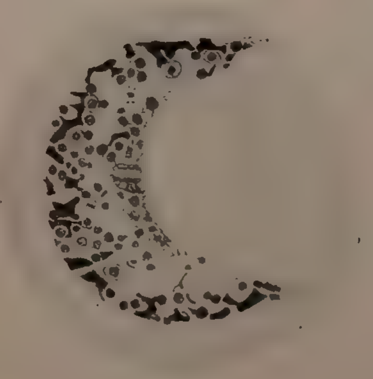
66



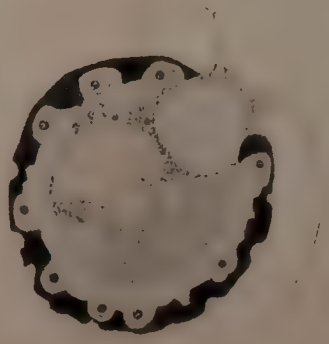
67



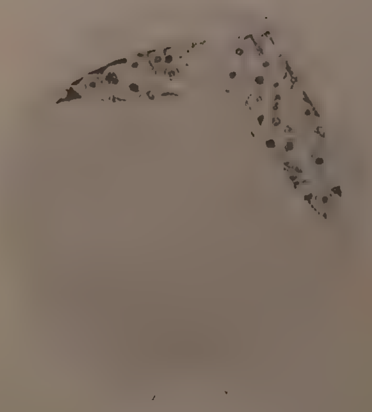
68



64



69



E. Martini gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

90
913

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6251